Die Entwickelung des Wirbelkörpergelenkes der Vögel, ein Beitrag zur Sauropsidenfrage.

INAUGURAL-DISSERTATION

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT BERN

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

VORGELEGT VON

PAUL WAMICH

aus Aachen (Rheinland).

Hierzu Tafel I.

Nicolaische
Verlags-Buchhandlung R. Stricker.
Berlin 1913

Von der philosophischen Fakultät auf Antrag des Herrn Prof. Dr. Studer angenommen.

Bern, den 16. Juni 1913. Der Dekan:
Prof. Singer.

598.2
W18e
10 Apr 16 - C.A.

Meinen
Eltern in Dankbarkeit
gewidmet.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich Herrn Prof. Dr. Th. Studer, unter dessen Leitung dieselbe im zoologischen Institut der Universität Bern angefertigt wurde. Für die guten Ratschläge, die meine Arbeit sehr gefördert haben, spreche ich ihm meinen herzlichsten Dank aus.

Desgleichen danke ich auch Herrn Privatdozenten Dr. F. Baumann für das Interesse, welches er meiner Arbeit entgegengebracht hat.

Die Entwickelung des Wirbelkörpergelenkes der Vögel, ein Beitrag zur Sauropsidenfrage.

Von

Paul Wamich.

Hierzu Tafel I.

Es gibt wohl kaum ein Organ bei den Vertebraten, welches in ontogenetischer Beziehung so oft und so mannigfach untersucht worden ist, wie die Wirbelsäule. Der Hauptgrund dafür dürfte besonders darin zu suchen sein, daß von allen Organen gerade dieses in so hervorragender Weise das Bestreben zeigt, von niederen und primitiveren zu höheren und komplizierteren Zuständen vorzuschreiten. Die überaus umfangreiche Literatur, die über die Wirbelsäule und ihre Entwickelung vorliegt, ist ein weiterer Beweis dafür. Aus diesem Grunde muß ich mich in dieser Arbeit darauf beschränken, nur auf die wichtigsten Stellen einiger Autoren hinzuweisen, obwohl eine eingehendere Besprechung und Zusammenfassung dieser Literatur ebenso lohnend wie verlockend wäre.

Bei all den zahlreichen Untersuchungen, die über die Entwickelung der Wirbelsäule angestellt worden sind, wurde ein sehr wichtiger Gegenstand — das Wirbelkörpergelenk — ziemlich vernachlässigt. Finden sich doch in der Literatur nur verhältnismäßig wenig Angaben über die Entwickelung desselben. Die weiteste Beachtung fanden die Vorgänge im Intervertebralraum noch bei den Reptilien und Säugetieren. Bei den ersteren, die für diese Arbeit hauptsächlich in Betracht kommen, wurden eingehendere derartige Untersuchungen von Gegenbaur (48, 50), Goette (60) und von Schauinsland (116) angestellt. Über die Entwickelung des Wirbelkörpergelenkes der Vögel veröffentlichte Schwark (120) einige Bemerkungen, die aber nicht genügen, um dieses Thema zu erschöpfen. 1858 erschien zwar eine Abhandlung von Jäger (79), betitelt: „Das Wirbelkörpergelenk der Vögel"; aber der Verfasser bespricht darin nicht die eigentlichen Superficies articulares der Wirbelkörper, sondern nur den Meniscus und das von ihm gefundene Ligamentum suspensorium.

Zu umso größerem Danke bin ich daher meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Studer, verpflichtet für die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen.

Das Hauptsächlichste über die Entwickelung der Wirbelkörper, sowie eine Zusammenfassung der vorgehenden Unter-

suchungen in Verbindung mit den eigenen bringt Schauinsland in seiner klaren und sorgfältigen Abhandlung in Hertwigs Entwickelungsgeschichte (II. Bd., II. Teil 1906). Er weist dabei u. a. darauf hin, wie notwendig es wäre, daß eine Schilderung der Wirbelsäule und ihrer Entwickelung auf physiologischer Grundlage sich aufbaue. Dies gilt wohl in noch viel höherem Maße für das Wirbelkörpergelenk. Indes fehlen auch hier, wie dort, so gut wie alle Vorarbeiten zu einer solchen physiologischen Betrachtungsweise, und so wird auch hier nachstehend fast ausschließlich von den morphologischen Verhältnissen die Rede sein.

Da das Wirbelkörpergelenk der Vögel bekanntlich ein Sattelgelenk darstellt, so ist es notwendig, zu seiner entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung von genau gleichalterigen Embryonen sagitale und frontale Längsschnitte und zum Vergleiche Querschnitte anzufertigen. Dazu bedarf es aber eines Materials, das in genügend großer Anzahl vorhanden ist, und bei dem man mit Sicherheit das Alter der einzelnen Embryonen feststellen kann. Es ist klar, daß diesen Anforderungen nur das Hühnchen entspricht. Von andern mir zu Gebote stehenden Vogelembryonen (Tauben, Kiebitzen, Eulen und Sperlingen) konnte ich daher nicht den gewünschten Gebrauch machen, sondern sie nur zum Vergleiche heranziehen. Zur Beschaffung der Hühnerembryonen habe ich mittels eines Brutapparates Hühnereier bebrüten lassen. Bei dieser Gelegenheit zeigte es sich, daß einige in Agrarkreisen weit verbreitete Ansichten nicht zu Recht bestehen. Einmal handelt es sich darum, daß behauptet wird, man solle zum Brüten nur Eier nehmen von einem Hofe, auf dem 8—10 Hennen und nur ein Hahn gehalten wird, weil durch die Gegenwart mehrerer Hähne auf demselben Hofe die Entwickelungsfähigkeit der Eier in ungünstiger Weise beeinflußt werde. Das stimmt mit den Erfahrungen, die ich beim Bebrüten von etwa 150 Hühnereiern gemacht habe, nicht überein. Von 37 Eiern von einem Hofe, der den obigen Anforderungen entsprach, waren 4 unbefruchtet; von 86 Eiern von zwei Höfen, auf denen bei etwa 60—80 Hennen etwa 10—12 Hähne gehalten wurden, waren 9 nicht entwicklungsfähig. Mit beiden Arten habe ich also prozentual gleich gute Resultate erzielt. Schlechte Erfahrungen habe ich dagegen gemacht mit Eiern von Hühnern, die nicht frei herumlaufen können, sondern ständig in einem Stalle gehalten werden. Von diesen entwickelten sich nur etwa 60%. Auch muß ich nach meinen Erfahrungen der Ansicht entgegentreten, daß es nicht ratsam sei, in demselben Brutapparate zu gleicher Zeit Eier von verschiedenartigen Vögeln ausbrüten zu lassen. Inwiefern das Vorhandensein verschiedenartiger Eier auf die Entwickelung der einen oder der anderen Eierart von nachteiligem Einflusse sein soll, ist nicht erklärlich, da

doch alle unter der gleichen Temperatur (40—41° C) zu halten sind. Ich habe gleichzeitig mit den oben erwähnten Hühnereiern etwa 50 Taubeneier ausbrüten lassen. Alle Embryonen entwickelten sich gleich gut und Tauben wie Hühner schlüpften zur rechten Zeit aus.

Eines der wichtigsten Ergebnisse der Untersuchungen, die über die Entwickelung der Wirbelsäule der Amnioten angestellt wurden, ist die Erkenntnis der Tatsache, daß an der Bildung eines jeden definitiven Wirbelkörpers sich immer zwei Sklerotome derart beteiligen, daß ihr kranialer Abschnitt dem je vorderen Wirbelkörper als kaudaler Teil, ihr kaudaler Abschnitt dem je hinteren Wirbelkörper als kranialer Teil zufällt. Unseren heutigen Kenntnissen in dieser Beziehung kam bereits Remak (110) mit seiner Lehre von der sogenannten „Neugliederung der Wirbelkörpersäule" sehr nahe. Allerdings waren ihm dabei einige Irrtümer unterlaufen, die von anderen (Gegenbaur früher, Kölliker, Gadow u. a.) übernommen und erst in letzter Zeit von v. Ebner, Hertwig, Gegenbaur später, Schauinsland usw. richtig gestellt wurden.

Eine wesentliche Erweiterung erfuhr die Remaksche Lehre durch die Auffindung der Intervertebralspalte durch von Ebner (35). Corning (26) nannte sie „Urwirbelspalte" und O. Schultze (119) „Ursegmentspalte". Die Untersuchungen darüber wurden sowohl von diesen Forschern, wie auch von den folgenden, meist an Reptilien- und Säugetierembryonen gemacht. Die Vögel wurden dabei etwas vernachlässigt, und, soweit mir bekannt ist, beschäftigte sich nur Schauinsland (115 u. 116) mit diesen Studien an Vogelembryonen. Da er aber seine Hauptuntersuchungen nicht an solchen, sondern an Reptilien, besonders an Sphenodonembryonen, angestellt hat, und die Vögel nur im Anschluß daran nebenbei behandelt, so wünscht er selbst weitere Untersuchungen in dieser Richtung, die beweisen sollen, daß „die Wirbelsäulenentwickelung der Vögel sich wahrscheinlich im großen und ganzen ebenso verhält, wie die der Reptilien".

Es ist klar, daß es sich bei der Erörterung der ersten Anfangsstadien der Wirbelsäule der Vögel nur um eine Bestätigung und Ergänzung der uns bis jetzt bereits bekannten Verhältnisse in der Reihe der Amnioten handelt. So wird auch die oben angeführte Vermutung Schauinslands durch mehrere frontale Schnittserien, die ich von vier-, fünf- und sechstägigen Hühnerembryonen angefertigt habe, zur Gewißheit. Einige dieser Schnitte, die mir dazu am geeignetsten erschienen, habe ich in Fig. 1, 2a und 3a dargestellt. Vergleicht man die Abbildungen 1 und 2a z. B. mit denjenigen, die Schauinsland (116, p. 522, Fig. 298, 299, 300) von Sphenodonembryonen veröffentlicht hat, so wird man wesentliche Unterschiede kaum finden. Allerdings zeigt es

sich bei starker Vergrößerung, daß die Intervertebralspalte beim Hühnchen in einem schwachen kranialwärts offenen Bogen verläuft, was bei den Reptilien nicht der Fall zu sein scheint. Irgendwelchen Einfluß auf die Bildung des definitiven Wirbels wird dieses Verhalten der Intervertebralspalte wohl nicht haben, da sie ja später in dem dichten Gewebekomplex, der die Grundlage für die Zwischenwirbelpartie bildet, verschwindet. Immerhin ist es eine auffallende Erscheinung, die mir der Erwähnung wert zu sein scheint (Fig. 1).

Was zunächst die Entstehung der Wirbelkörper und die Beteiligung der Sklerotome an der Bildung derselben anbelangt, so weisen hierin die Vögel eine fast vollständige Übereinstimmung in allen wesentlichen Punkten mit den Reptilien auf. Ich stütze mich bei diesem Vergleiche in der Hauptsache auf die Untersuchungen, die Schauinsland an Sphenodonembryonen angestellt hat, und über die er (116, p. 525ff.) berichtet. Mit Recht fügt er seinen Ausführungen weiter unten (p. 547) an: „Man dürfte nicht fehlgehen mit der Behauptung, daß auch bei den Vögeln sich an dem Aufbau eines jeden Wirbels immer die Hälften je zweier benachbarter Sklerotome beteiligen, sowohl beim Wirbelkörper, als auch bei den Wirbelbögen. Der Anteil des kaudalen Sklerotomabschnittes (kranialer Teil des fertigen Wirbels) wird den des kranialen, namentlich was die Zusammensetzung der Bögen anbelangt, wahrscheinlich meistens beträchtlich überwiegen; vielleicht wird letzterer zum großen Teil auch für den Aufbau der intervertebralen Partien verwendet, ja es ist sogar nicht unmöglich, daß er im Rumpfe stellenweise mehr oder weniger völlig zurückgebildet wird."

Alle diese Vermutungen Schauinslands bewahrheiten sich nach den Beobachtungen, die ich an Hühner-, Tauben- und Kiebitzembryonen gemacht habe. Auch bei den Vögeln ist von den durch die Intervertebralspalte gebildeten zwei Sklerotomabschnitten*) der kaudale der größere (Fig. 1a). Die diesen Teil zusammensetzenden Zellen stehen sehr dicht aneinander und lassen nur wenig Intercellularsubstanz zwischen sich, so daß er unter dem Mikroskope dunkler erscheint als der kraniale Sklerotomteil (Fig. 2a u. b). Diese scheinbare dunklere Färbung des kaudalen Sklerotomabschnittes wurde zuerst von O. Schultze (119, p. 90) bei Säugetieren konstatiert, und seitdem bei vielen Reptilien beobachtet: von Männer (87) bei Anguis, Lacerta u. a., von Schauinsland (116) bei Sphenodon und von Brünauer (21) bei der Ringelnatter.

---

*) In der Literatur findet sich fälschlicher Weise des öfteren der Ausdruck „Sklerotomhälften" auch dann, wenn es sich um zwei ungleich große Abschnitte handelt; allein eine solche Bezeichnung ist nur in den Fällen berechtigt, wo die beiden Sklerotomteile gleich groß sind.

Ihre größte Ausdehnung erreicht die Intervertebralspalte am vierten Tage. Sie dringt an diesem Tage bis nahe an die Chorda vor, ohne jedoch dieselbe ganz zu erreichen. Am fünften Tage bildet sie sich zurück und entfernt sich immer mehr von der Chorda. Es entsteht so eine breite, zunächst noch unsegmentierte Schicht perichordaler Zellen, die die Grundlage für die primären Wirbelkörper bildet (Fig. 2a). Am sechsten Tage tritt nun eine neue Gliederung dieser Schicht auf in Form von Zellanhäufungen in der Gegend der früheren Intervertebralspalten (Fig. 3a). Diese Zellanhäufungen zeigen die Grenzen der noch im Laufe des sechsten Tages entstehenden primären Wirbelkörper an. Es beteiligen sich demnach auch bei den Vögeln an der Bildung der Wirbel immer zwei Sklerotome mit je einem größeren kaudalen und einem kleineren kranialen Abschnitt, wobei hier allerdings der kaudale den kranialen noch bedeutender überwiegt, als dies bei den Reptilien der Fall ist. Auch unterscheiden sich die Wirbelanlagen dieser beiden Amniotenklassen durch die massenhaftere Entfaltung des Körperknorpels bei den Vögeln, der hier von vornherein ganz beträchtliche Dimensionen annimmt (Fig. 3a).

Die ersten Einschnürungen der Chorda kommen bei den Vögeln zu einer ganz anderen Zeit und infolge ganz anderer Ursachen zustande als bei den Reptilien. „In ähnlicher Weise", so berichtet Schauinsland (116, p. 515), „wie bei Lepidosteus und den Amphibien wird die Chorda bei der Ausbildung der Gelenkverbindungen an den Wirbelkörpern intervertebral komprimiert, und zwar kann man feststellen (bei Anguis, Goette (60)), daß die erste Zusammenschnürung durch den wachsenden Gelenkkopf hervorgerufen wird. Die Einschnürung erfolgt entweder gleichmäßig konzentrisch (z. B. bei Lacerta) oder nur von beiden Seiten her (z. B. Anguis), so daß dann die Chorda ein schmales hohes Band darstellt, durch welches Gelenkkopf und Pfanne in zwei Hälften getrennt wird." Nach Corning (26, p. 617) treten allerdings auch vor der Gelenkbildung bei den Reptilien schon intervertebrale Chordaeinschnürungen auf. Ihm schließt sich neuerdings Brünauer (21, p. 143) an. Aber aus ihren Angaben geht hervor, daß diese Einschnürungen zu einer Zeit erfolgen, wo die Wirbelkörper als solche schon vorhanden sind. Übrigens haben sie nach v. Ebner (36, p. 258) keine bleibende Bedeutung, sondern auch dieser Autor berichtet, daß sich die ersten bleibenden Chordaeinschnürungen der Schlangen und Blindschleichen erst sehr spät mit Beginn der Wirbelverknöcherung im Zusammenhang mit der Ausbildung von Gelenkkopf und Pfanne entwickeln.

Im Gegensatz dazu berichtet schon Kölliker (85, p. 416) über die ersten Chordaeinschnürungen der Vögel wie folgt: „Bei einem Hühnchen von vier Tagen, bei dem von Knorpelgewebe der Wirbel noch nichts bestimmtes zu sehen war, fand ich in der Gegend

der späteren Ligamenta intervertebralia die ersten leisen Spuren von Einschnürungen der Chorda und deutlicher wurden dieselben am fünften Tage." Von dem Vorhandensein solcher Einschnürungen schon am vierten Tage konnte ich mich nicht überzeugen. Nach meinen Befunden besitzt die Chorda an diesem Tage noch ein gleichmäßiges Kaliber (Fig. 1) und erst am fünften Tage sind die ersten Einschnürungen sichtbar. Wie dem auch sei, jedenfalls zeigt es sich, daß hierin Vögel und Reptilien sich wesentlich verschieden voneinander verhalten. Da als Ursache der ersten Chordaeinschnürungen bei den Reptilien von v. Ebner, Goette und Schauinsland der wachsende Gelenkkopf angegeben wird, so bedingt dies, daß beim Beginne dieses Vorganges die Wirbelkörper schon vorhanden sind. Auch geht dies, wie erwähnt, aus den Angaben von Corning und Brünauer hervor. Bei den Vögeln dagegen treten die ersten Chordaeinschnürungen schon zu einer Zeit auf, in der noch allein die Sklerotome als Stützorgane funktionieren, und zwar dringt hier in der Gegend der Intervertebralspalten das Sklerotomgewebe gegen die Chorda vor, so daß also die Einschnürungen sich innerhalb der Sklerotome, zwischen deren kranialem und kaudalem Abschnitte befinden (Fig. 2a). Sie zeigen schon vor dem Auftreten der oben erwähnten Zellanhäufungen an Stelle der Intervertebralspalten die Grenzen der späteren Wirbelkörper an. Infolge der vorher beschriebenen Entstehungsweise der letzteren aus zwei Sklerotomabschnitten kommen diese Chordaeinschnürungen später intervertebral zu liegen. Mit den gleichen Gebilden der Reptilien haben sie also nur die Lage gemeinsam. Sie erhalten sich durch alle Phasen der Wirbelsäulenentwickelung und gehen erst um die Zeit des Ausschlüpfens verloren.

Da aus den am fünften Tage gegen die Chorda vorgedrungenen Sklerotomelementen am Ende des sechsten Tages die Ligamenta suspensoria hervorgehen, so fällt die Aufgabe, die Chorda intervertebral einzuengen, von da an diesen Ligamenten zu (Fig. 4a, b u. ff.). Schon Froriep fiel die einschnürende Tätigkeit der Ligamenta suspensoria gegenüber der Chorda auf und er erwähnt dies (41, p. 195) mit den Worten: „Dadurch, daß diese letzteren (die Ligamenta suspensoria) der Chorda nicht parallel sind, sondern bauschig von ihr abgedrängt erscheinen, gerade an der Stelle, wo die Chorda ihrerseits eine Einschnürung zeigt, entsteht ein auf dem Medianschnitt spindelförmig begrenzter Raum." Allerdings entging ihm dabei, daß die durch die Ligamenta suspensoria bedingten Chordaeinschnürungen bereits vorher von den Sklerotomen angelegt und nicht erst durch diese hervorgerufen werden.

Von den vier Chordaeinschnürungen die Gegenbaur (48, p. 54) bei einem zehntägigen Hühnerembryo beschreibt, stellen die jetzt beschriebenen Einschnürungen die beiden dar, von denen

er sagt, daß sie immer je zweien benachbarten Wirbelkörpern gemeinsam seien. Wann und wie die beiden anderen dieser vier Chordaeinschnürungen entstehen, werde ich weiter unten darlegen.

Horizontale (Fig. 4a u. ff.) und sagitale Längsschnitte (Fig. 4b u. ff.) beweisen, daß die intervertebralen Einschnürungen der Chorda nicht nur von beiden Seiten her erfolgen, sondern daß sie ziemlich gleichmäßig konzentrisch sind. Nach den oben angegebenen Ausführungen von Schauinsland stimmen darin die Vögel mit den Lacertilien überein.

Das innerhalb eines Wirbelkörpers verlaufende Chordastück weist also am sechsten Tage eine Erweiterung und zwei Einschnürungen auf. Die innere, der Chorda zugewandte Fläche des Wirbelkörpers besitzt demnach eine mittlere Einbuchtung und je eine Ausstülpung an den beiden Enden. Ein ähnliches Bild zeigt die äußere Peripherie des Wirbelkörpers. Die Intervertebralpartien sind hier umgeben von einem Außenwulst, so daß der Durchmesser des Wirbelkörpers in der Mitte geringer ist, als an den beiden Enden (Fig. 3a). Dadurch erhält auch bei den Vögeln der Wirbelkörper die Gestalt eines Stundenglases oder einer Fadenrolle, wie es Schauinsland (116, p. 525) vom Sphenodonwirbel beschrieben hat.

Die Verknorpelung der Wirbelkörper setzt am Ende des sechsten und am Anfange des siebenten Tages ein. In dem Maße, wie das Knorpelgewebe an Umfang zunimmt, dringt es nun im Laufe des siebenten Tages in der Mitte des Wirbelkörpers gegen die Chorda vor (Fig. 4a u. b.). So kommt eine vertebrale Chordaeinschnürung zustande, die die beiden intervertebralen an Größe bedeutend übertrifft, und gegenüber der die letzteren zurückgebildet erscheinen. Sie verleiht dem Wirbelkörper eine amphicöle Gestalt, die allerdings dadurch etwas beeinträchtigt ist, daß die Chorda intervertebral nicht bis in die Nähe des Perichondriums vordringt, sondern auch hier zwischen beiden der Körperknorpel sich in beträchtlicher Dicke einschiebt. In diesem amphicölen Stadium ihrer embryonalen Wirbel liegt eine ganz bedeutende Annäherung der Vögel an die Reptilien. Nicht nur ontogenetisch, sondern auch phylogenetisch sind bekanntlich amphicöle Vogelwirbel nachgewiesen worden in den Wirbeln von *Archaeopteryx* und *Ichthyornis*.

Intervertebrale Chordaeinschnürungen bei einem gleichalterigen Hühnerembryo erwähnt auch Froriep (41, p. 208) mit folgenden Worten: „Neu, gegenüber den vorher besprochenen Embryonen, ist eine ganz geringe, am dritten und den folgenden Halswirbeln bemerkbare Einengung (der Chorda dorsalis), ungefähr der Mitte des Wirbelkörpers entsprechend." Dazu habe ich zu bemerken, daß die Chorda nicht nur vom dritten Halswirbel an, sondern auch in den beiden ersten Wirbeln intervertebral wie vertebral eingeschnürt ist, wenn auch im ersten pro-

portional zu dessen Größe. Die Chordaeinschnürungen sind hier sogar noch vorhanden, wenn das Zentrum des Atlas bereits zum Densepisthropheus geworden ist (Fig. 6a u. 7a). Bei der Beschreibung eines Embryos vom Anfange des neunten Tages bemerkt derselbe Autor (p. 215): „Mit Ausnahme des ersten Intervertebralraumes, in welchem nach wie vor eine beträchtliche Einschnürung gelegen, sind die Durchmesser (der Chorda dorsalis) jetzt im allgemeinen auf der Grenze der Wirbelkörper größer als im Inneren derselben." Diese Ausführung Frorieps bedarf einer Berichtigung dahin, daß neben den vertebralen auch die intervertebralen Einschnürungen der Chorda nicht nur im ersten, sondern auch in den übrigen Intervertebralräumen bestehen bleiben, so daß jedes innerhalb eines Wirbelkörpers verlaufende Chordastück nun zwei Erweiterungen und drei Einschnürungen aufweist (Fig. 4a u. bff.). Am ausgeprägtesten sind diese Verhältnisse am achten Tage und sie erhalten sich noch während des ganzen neunten und zehnten Tages, wenn auch an diesen Tagen die Chorda bereits beträchtlich an Umfang abzunehmen beginnt.

Die zwei Erweiterungen und drei Verengerungen der Chorda vom siebenten bis zehnten Tage sind nicht zu verwechseln mit den drei Erweiterungen und vier Verengerungen, die zuerst von Gegenbaur (48, p. 54) und nach ihm von vielen anderen (Schwark, 120, p. 578, Kölliker 85, p. 416, Gadow 44, p. 944, Männich 88, p. 20, Schauinsland 116, p. 516 u. a. m.) beschrieben wurden. Letztere entstehen vielmehr dadurch, daß die zwei Erweiterungen und die zwei Verengerungen der Chorda an den beiden Enden des Wirbelkörpers bestehen bleiben, die große mittlere Einschnürung dagegen in eine Erweiterung und zwei Verengerungen zerfällt, ein Vorgang, der mit der Verknöcherung des Wirbelkörpers, die gegen Ende des zehnten Tages einsetzt, in Zusammenhang steht. Der Verknöcherungsherd liegt in der Mitte des Wirbels, um die vertebrale Chordaeinschnürung herum. Aus dem Vorstehenden ist ersichtlich, daß das Wachstum des Wirbelkörpers hauptsächlich in seinem zentralen Teile vor sich geht. Durch das Auftreten des Knochens in der Mitte des Wirbelkörpers wird dem Vordringen gegen die Chorda an dieser Stelle Einhalt geboten, so daß eine weitere Verdrängung der Chorda nur kranial und kaudal vom Knochenkern möglich wird. Dadurch werden an diesen beiden Stellen zwei neue Einschnürungen der Chorda veranlaßt, zwischen denen eine mittlere Erweiterung, an Stelle der früheren Verengerung übrig bleibt. Damit hat der Wirbelkörper seine amphicoele Gestalt wieder eingebüßt (Fig. 7).

Nach der Erkenntnis der Entstehung dieser letzteren drei Erweiterungen der Chorda kann ich weder der Ansicht Gadows noch derjenigen Männichs beistimmen. Ersterer (44, p. 944) nahm an, daß dieselben dem Zentrum, dem Interzentrum und dem Meniscus, letzterer (88, p. 20), daß sie dem Interzen-

trum, dem Bogenknorpel und dem Körperknorpel entsprächen. Beide Annahmen sind irrig. Mit den einzelnen Bestandteilen des Wirbels haben die drei Chordaerweiterungen nichts zu tun, sondern sie lassen sich nur auf Grund der oben besprochenen Entwickelungsvorgänge erklären. Die Bemerkung Parkers, er habe nur zwei Erweiterungen der Chorda innerhalb eines jeden Wirbelkörpers konstatieren können, erklärt sich eben daraus, daß er daraufhin wohl nur Embryonen mit amphicoelen Wirbeln untersucht hat, bei denen er auch tatsächlich, wie aus den obigen Ausführungen hervorgeht, nichts anderes finden konnte.

Die vorstehende Beschreibung der morphologischen Veränderungen der Chorda gilt allerdings nicht für die ganze Wirbelsäule. So, wie sie hier geschildert wurden, liegen die Verhältnisse nur in den Hals- und den vorderen Rumpfwirbeln. Es läßt sich konstatieren, daß alle diese, sowie auch die im folgenden zu beschreibenden Entwickelungsvorgänge zuerst an dem kranialen Teile der Wirbelsäule auftreten und dann kaudalwärts fortschreiten. Vom sechsten Tage an bleibt daher der kaudale Teil der Wirbelsäule gegenüber dem kranialen in der Entwickelung immer mehr zurück. So ist z. B. am achten Tage, wenn die Verschmelzung der Sakralwirbel bereits eingesetzt hat und die Amphicoelie der Hals- und Brustwirbel am ausgeprägtesten ist, die Chorda in den kaudalen Wirbeln noch in ihrem zweiten Stadium, d. h. sie ist nur intervertebral eingeschnürt, vertebral dagegen erweitert. Es kommt hier erst im Laufe des neunten Tages zur Bildung von amphicoelen Wirbeln in derselben Weise, wie dies von dem vorderen Halsteile geschildert wurde. Aber die Amphicoelie der Wirbelkörper erhält sich hier noch lange und in dieser Gestalt findet ebenfalls viel später als im kranialen Teile die Verknöcherung der Wirbelkörper statt.*)

Da der obere Bogen, wie ich weiter unten noch näher ausführen werde, an der Bildung des Gelenkes einen wesentlichen

---

*) Anm. während des Druckes: Eine soeben erschienene Abhandlung von **du Toit** über die Kreuz- und Schwanzwirbelsäule des Kaulhühnchens bestätigt die kurzen Angaben, die ich vorstehend über diesen Teil der Wirbelsäule gemacht habe. Ich zitiere hier nur eine Stelle aus dem Rückblicke des genannten Werkes (126 p. 152): „Im Laufe des sechsten Brüttages macht sich eine intervertebrale Einschnürung in dem bis dahin einheitlichen Chordastrang bemerkbar. Es tritt dann im Laufe der nächsten Tage eine intravertebrale Einschnürung zu der intervertrebralen hinzu. Dieser Zustand ist etwa am neunten Tage am ausgesprochensten. Die Chorda ist dann perlschnurartig und zwar sind doppelt so viele Perlen als Wirbel (in der Thorakalregion dreimal so viele) vorhanden. Die intravertebrale Einschnürung überwiegt eine Zeitlang in der Schwanzregion, tritt dann aber zurück, sodaß wir auf späteren Stadien nur eine intervertrebale wahrnehmen. Die intervertebralen Partien der Chorda werden dann vollständig verdrängt, die übrigbleibenden Reste verknorpeln, um schließlich (nach dem Ausschlüpfen) zu verknöchern."

Anteil nimmt, so erscheint es angebracht, an dieser Stelle einige Bemerkungen über seine Entwickelung einzuflechten. Wie die Chorda, so wird auch das Nervenrohr vollständig von Sklerotomgewebe umgeben. Wenn auch die Intervertebralspalte nicht bis in diese Höhe hinaufreicht, so sind doch auch hier die beiden Abschnitte des Sklerotoms deutlich sichtbar. Der kraniale Sklerotomteil wird zum größten Teile von dem in ihm eingelagerten Spinalganglion verdrängt (Fig. 2a u. b). Es scheint, daß in dem Verhalten des Spinalganglions zu dem umgebenden Sklerotomgewebe eine geringe Differenz zwischen den Vögeln und den Reptilien vorliegt. Ein Vergleich in dieser Beziehung läßt sich sehr gut ermöglichen an Hand der Abbildungen, die Schauinsland (116, p. 522, Fig. 299 u. 300) von Sphenodon- und (ebenda p. 544, Fig. 317b u. 318) von Vogelembryonen veröffentlicht hat, im Verein mit den Abbildungen 2a u. b dieser Arbeit. Ein solcher Vergleich ergibt, daß bei den Vögeln das Spinalganglion allseitig von dem Sklerotomgewebe umhüllt wird, dagegen bei Sphenodon lateral aus diesem austritt; ventral reicht es bei den Vögeln in diesem Stadium nicht weiter als das Nervenrohr und gelangt im Gegensatz zu den Reptilien nicht bis in die Höhe der Chorda.

Form und Lage des Spinalganglions sind um diese Zeit einer Veränderung unterworfen. Seinen größten Durchmesser besitzt das Ganglion anfangs in kranio-kaudaler Richtung, und so kommt es, daß es außer dem kranialen Sklerotomabschnitte, dessen Inneres es vollständig einnimmt, auch noch dem kaudalen zu einem geringen Teile seinen Platz streitig macht (Fig. 2a u. b). Über diese Ausdehnung des Spinalganglions macht Froriep (41, p. 205) bei der Beschreibung der Occipitalregion eines sechstägigen Hühnerembryos, folgende Mitteilung: „Der Neuralbogen, der nun jetzt mit dem Körperknorpel in ebenso kontinuierlichem Zusammenhang steht, wie mit der hypochordalen Spange, ist im Bereich dieses Zusammenhangs, d. h. an seiner Wurzel, noch immer in longitudinalem Durchmesser abgeplattet. Das stimmt damit überein, daß die Spinalganglien infolge ihrer weiter fortgeschrittenen, ventralwärts gerichteten Lageverschiebung jetzt mit ihrem größten longitudinalen Durchmesser in diesem Bereiche liegen."

An den folgenden Tagen entspinnt sich nun gewissermaßen ein Konkurrenzkampf zwischen Spinalganglion und kaudalem Sklerotomabschnitt respektive oberem Bogen, der schließlich damit endet, daß ersteres infolge des im weiteren Verlaufe der Entwickelung kranio-kaudal fortschreitenden Wachstums des oberen Bogens immer mehr in dieser Richtung zurückgedrängt wird, so daß es aus einer vertebralen (Fig. 2 u. 3b) allmählich in eine intervertebrale Lage kommt (Fig. 6b). Demselben Umstande ist es auch zuzuschreiben, daß das Spinalganglion im Laufe des sechsten bis achten Tages in derselben angeführten Richtung zusammengepreßt wird, so daß schließlich der kranio-kaudale

Durchmesser nicht mehr der größte ist, sondern in dieser Richtung das Ganglion abgeplattet erscheint (Fig. 5a u. 6b). Da infolgedessen der dorso-ventrale Durchmesser größer wird, so gelangt jetzt auch der ventrale Rand des Ganglions bis in die Höhe der Chorda.

Zwischen je zwei Spinalganglien befindet sich der stärker entwickelte kaudale Sklerotomabschnitt, der auch hier die scheinbar dunklere Färbung gegenüber dem kranialen aufweist (Fig. 26). Letzterer beteiligt sich bei den Reptilien noch in verhältnismäßig starkem Maße an der Bildung des oberen Bogens. Dagegen tritt er bei den Vögeln gegenüber dem kaudalen Abschnitte ganz bedeutend in den Hintergrund. Lateral verschmilzt nur sein äußerster kranialer Rand mit dem kaudalen Abschnitte des vorhergehenden Sklerotoms zum „primitiven Wirbelbogen". Letzterer wird, wie bei den Reptilien, bilateral symetrisch angelegt und besteht beiderseits aus zwei Teilen, einem von dem kaudalen Abschnitte des die Chorda umgebenden Sklerotomteiles abgehenden vertikalen Stamme und einem über dem Nervenrohr und dem Spinalganglion gelegenen horizontalen Fortsatze. Aus letzterem gehen vor allen Dingen die hinteren Zygapophysen hervor.

Einen mir besonders eigentümlich erscheinenden Umstand will ich hier in Kürze anführen. Auf sagitalen wie auf frontalen Längsschnitten ist bereits bei Embryonen des sechsten Tages lateral von den Spinalganglien nichts mehr vom Sklerotomgewebe zu sehen. An seine Stelle ist Muskelgewebe getreten, aus dem die Musculi interspinales hervorgehen. Es scheint demnach, daß der Teil des lateral vom Spinalganglion gelegenen Sklerotomgewebes, der sich nicht am Aufbaue des oberen Bogens beteiligt, — also das kaudale Stück des kranialen Abschnittes — zu Muskelgewebe umgewandelt wird. Allerdings ist auch die Möglichkeit vorhanden, daß die aus dem Myotom hervorgegangenen Muskeln von der Seite her vordringend das Sklerotomgewebe an diesen Stellen verdrängen und seinen Platz einnehmen.

Corning (26, p. 621) und v. Ebner (36, p. 245) streiten sich darüber, ob bei den Reptilien zuerst der Wirbelkörper oder der Wirbelbogen auftrete. Diese Frage ist auch bei den Vögeln außerordentlich schwer zu entscheiden, wie ich mich durch eigene Beobachtungen überzeugt habe. Goette, der (60) über die Entwickelung der oberen Bögen von Lacerta viridis eine längere Abhandlung bringt, berichtet über diesen Punkt nichts. Wenn es sich bei dieser Frage um das erste Auftreten des Knorpels handelt, so glaube ich annehmen zu dürfen, daß im Gegensatze zur Verknöcherung die Verknorpelung der Wirbel von den oberen Bögen ausgeht. Bewahrheitet sich dies durch spätere Untersuchungen, so würden allerdings in dieser Beziehung die oberen Bögen die ontogenetisch älteren Gebilde darstellen.

Die vorher erwähnte Entwickelung der Wirbelkörper aus je einem vorderen kaudalen und einem hinteren kranialen Sklerotomabschnitte, macht es verständlich, daß die Neurapophysen beim Auftreten der Wirbelkörper am sechsten Tage mit deren kranialen Enden in Zusammenhang stehen (Fig. 3b).

Die Entwickelungsvorgänge, wie sie vorstehend geschildert wurden, sowie auch die Entstehung des sekundären Wirbelkörpers finden bei den Vögeln in gleicher Weise statt, wie sie u. a. von Goette und Schauinsland bei den Reptilien festgestellt wurden. Zum Vergleiche füge ich hier die Schilderung an, die letzterer (116, p. 525) über die Entwickelung der Neurapophysen und die Anteilnahme derselben an der Bildung des sekundären Wirbelkörpers bei Sphenodon veröffentlichte: „Der primäre Wirbelkörper wird fast allseitig umgeben von den ebenfalls aus den Sklerotomen entstandenen „Bogenanlagen". Es ist klar, daß zu ihrem Aufbau auch wieder die kranialen und kaudalen Hälften je zweier verschiedener Sklerotome beitragen. Aus den dorsalen Partien der Bogenanlagen, die das Rückenmark umfassen, indem auch dort die Skleotome der rechten und der linken Seite miteinander verwachsen, entwickeln sich die oberen (oder Neural-) Bögen; aus denjenigen Teilen jedoch, welche in der Umgebung der Chorda sich um die primären Wirbelkörper legen, den „Bogenbasen" also, entstehen die peripheren Teile des Wirbelkörpers; sie sind es, welche zusammen mit dem primären Wirbelkörper den definitiven oder sekundären Wirbelkörper (Goette, Schauinsland) bilden. Man darf hierbei jedoch keineswegs vergessen, daß die primären Wirbelkörper mit den Bogenbasen den gemeinsamen Ursprung aus den Sklerotomen teilen. Trotzdem verläuft das Anordnen der Perichordalzellen um die Chorda herum zur Bildung des primären Wirbelkörpers und das Auftreten der Bogenanlagen, im besonderen ihrer Basen, zwar gleichzeitig, aber dennoch nebeneinander; beide Wirbelkomponenten werden zwar von den Sklerotomen erzeugt, lassen sich aber schon sehr frühzeitig histologisch unterscheiden und können selbst beim erwachsenen Tier noch getrennt voneinander nachgewiesen werden. Übrigens umfassen die Bogenanlagen mit ihren Basen den primären Wirbelkörper nicht überall gleichmäßig; in beträchtlicher Dicke liegen sie seinen seitlichen Partien auf, dorsal jedoch — und ventral — oberhalb der Aorta sind sie unbedeutend und können im Schwanz an diesen Stellen sogar fast völlig fehlen. Aus den lateralen Teilen der Bogenanlagen nehmen die Querfortsätze sowie auch die Rippen selbst ihren Ursprung."

Wollen wir diese Schilderung der Verhältnisse bei Sphenodon auch für die Vögel übernehmen, so müssen wir allerdings zwei Korrekturen anbringen. Die eine betrifft die oben geschilderte geringere Beteiligung des kranialen Sklerotomabschnittes an der Bildung der „Bogenanlagen" bei den Vögeln, die andere

die Möglichkeit, primären und sekundären Wirbelkörper auch beim erwachsenen Tiere noch erkennen zu können. Letzteres ist natürlich, gemäß dem Range, den die Vögel in der Reihe der Amnioten einnehmen, ausgeschlossen; wohl aber sind in einem gewissen Stadium ihres Embryonallebens — am achten Tage — primärer Wirbelkörper und Bogenbasen durch eine Furche voneinander getrennt (Fig. 5a).

Wie vorher die Sklerotome, so stellen anfangs auch die oberen Bögen noch ein kontinuierlich von vorn nach hinten verlaufendes Rohr dar (Fig. 36). Am siebenten Tage jedoch treten zwischen den schon deutlich erkennbaren Neurapophysen, also an den Stellen, wo früher die kranialen und kaudalen Abschnitte eines jeden Sklerotoms zusammentrafen, von innen und außen starke Einschnürungen auf, die immer tiefer greifen und schließlich die einzelnen Bögen voneinander trennen (Fig. 46). Die Vereinigung der Bögen der rechten mit denjenigen der linken Seite erfolgt nach Froriep (41, p. 211) erst am Anfange des neunten Tages. Um dieselbe Zeit nimmt der Bogenknorpel in kranio-kaudaler Richtung rasch an Umfang zu und am achten Tage erreicht er schon fast dieselbe Ausdehnung, wie die Wirbelkörper (Fig. 5b). Welchen Einfluß dieses Wachstum der Neurapophysen auf die äußere Form und die Lage der Spinalganglien hat, wurde bereits oben dargelegt. Hinzuzufügen ist noch, daß sich an dem kranialen Rande des oberen Bogens eine muldenförmige Vertiefung ausbildet, die zur Aufnahme des vor ihm liegenden Spinalganglions bestimmt ist. Es ist wohl anzunehmen, daß durch den vom Spinalganglion an dieser Stelle ausgeübten Druck eine Resorption des Bindegewebes stattfindet (Fig. 4b, 5b u. 6b).

Ich komme nun zu dem Hauptgegenstande meiner Untersuchungen, dem Wirbelkörpergelenke. In der Entwickelungsgeschichte der Vögel finden sich, wie dies ja allgemein in der Natur der Fall ist, viele Anklänge an die niedrigen Tiergruppen. Besonders eng schließen sich dabei die Vögel an die ihnen phylogenetisch direkt vorausgehenden Reptilien an. Nahe Relationen zwischen diesen beiden Amniotenklassen wurden bereits massenhaft an Hand der übereinstimmenden Ontogenie und Morphologie der verschiedensten Organe nachgewiesen.

Auch auf Grund der Wirbelgelenkung ließe sich theoretisch ein Übergang von den Reptilien zu den Vögeln zusammenkonstruieren auf dem Wege der amphicölen, procölen und opistocölen Wirbelformen, die wir neben dem allerdings bedeutend überwiegenden heterocölen Typus auch bei letzteren vorfinden. Amphicöle Wirbel, die man bei fast allen Sauropsiden antrifft, besaßen noch die ersten durch paläontologische Funde nachgewiesenen Vögel — *Archaeopteryx lithographica* aus dem Solenhofener Schiefer (Jura) und *Ichthyornis dispar Marsh*

aus der Kreide. Parker wies darauf hin, daß auch bei einigen Lariden — und zwar wurde dies bei *Larus canus*, *Larus ridibundus* und *Larus tridactylus* festgestellt — der erste dorsosakrale Wirbel an seinem kranialen Ende ausgehöhlt und deshalb gewissermaßen amphicöl ist. Der procöle Wirbeltypus, in der Reihe der Reptilien durch die Wirbel der Krokodilier, Lacertilier und Pterosaurier vertreten, beschränkt sich bei den Vögeln lediglich auf die Schwanzwirbel einiger weniger Exemplare. Opistocöl sind bei den Reptilien die Wirbel vieler Dinosaurier, bei den Vögeln die Dorsalwirbel von *Alcidae, Laridae, Impennes, Limicolae, Attagis, Haliens, Psitaci, Stringops* u. a. m. Den bei den Vögeln am weitesten verbreiteten heterocölen Wirbeltypus konnte ich auch an der Halswirbelsäule einiger pleurodiren Schildkröten (*Chelys fimbriata* und *Podocnemys expansa*) feststellen.

Nach diesen Erwägungen hoffte ich bei den Vögeln zunächst einen aus dem amphocölen Stadium hervorgegangenen procölen oder opistocölen Wirbeltypus zu finden, aus dem sich dann das Sattelgelenk entwickeln könnte. Aber der Versuch, auf diesem Wege eine Verbindung der Vögel mit den Reptilien herzustellen, erwies sich bei meinen späteren embryologischen Untersuchungen als eine verfehlte Spekulation.

Durchschneidet man einen Wirbel eines ausgewachsenen Vogels und einen solchen von einem Reptil, so zeigt die innere Struktur bei beiden schon eine grundlegende Verschiedenheit. Als Vertreter der letzteren wählte ich die Krokodile, mit denen man auch bekanntlich die Vögel in engerem Zusammenhange gebracht hat. Ein Längsschnitt durch einen Krokodilwirbel zeigt, besonders deutlich wenn es sich um einen Rumpfwirbel handelt, wie in Fig. 10, daß das Mittelstück auch beim ausgewachsenen Tiere die typische Form des amphicölen Wirbels beibehalten hat. Dieser Teil stellt den eigentlichen primären Wirbelkörper des Krokodiles dar. In seine kaudale Konkavität lagert sich ein kugeliges Knochenstück ein, welches sich infolge seiner eigenartigen Struktur — es weist bedeutend mehr, aber kleinere Zwischenräume auf — deutlich von dem übrigen Knochengewebe abhebt und mit seiner kaudalen konvexen Fläche den Gelenkkopf des Wirbels bildet. Ähnlich gestalten sich die Verhältnisse am kranialen Ende. Auch hier liegt der konkaven Oberfläche des primären Wirbelkörpers ein diesmal aber schüsselförmiges Knochengebilde als Gelenkpfanne auf, das im wesentlichen die Konkavität des Wirbelkörpers beibehält und dieselbe Struktur aufweist, wie der Gelenkkopf. Eine einigermaßen befriedigende Erklärung dafür hat Gegenbaur (50, p. 399) gegeben, indem er annahm, daß der „Intervertebralknorpel" sich bei den Krokodilen in drei Abschnitte teilt, von denen zwei den benachbarten Wirbelkörpern als Gelenkkopf und Pfanne zufallen, während

der dritte intermediäre Abschnitt den bleibenden Meniscus darstellt.

Auch über andere Reptilien macht Gegenbaur (p. 398) Mitteilung: „Der Intervertebralknorpel führt die bei den Anuren schon vollendete, bei den Salamandrinen nur angedeutete Teilung aus und bildet an jedem Wirbel eine vordere Pfanne und einen hinteren Gelenkkopf bei Sauriern, Schlangen und dem größeren Teile der Wirbel bei Schildkröten. Bei den Eidechsen erfolgt die Trennung sehr spät."

Goette bestreitet die Beteiligung des Intervertebralringes an der Gelenkbildung bei den Krokodilen, gibt sie aber im großen und ganzen für Lacerta zu, indem er (60, p. 349) schreibt: „Die Föten mittleren Alters zeigen zwischen den verkalkenden mittleren Abschnitten je zweier aufeinander folgender Wirbelkörper eine durchweg gleichartige, knorpelähnliche Verbindungsmasse derselben, die durch eine zellige quere Scheidewand in zwei aneinander geschlossene wulstige Ringe geteilt ist: 1. einen vorderen, der aus der Verbindung des ursprünglichen Intervertebralringes mit dem größten Teil des Außenwulstes hervorgegangen ist und durch fortschreitende Verschmelzung mit dem anderen Wirbelkörper zu dessen Gelenkkopf wird, und 2. einen hinteren Ring, der als das ursprüngliche Vorderende eines Wirbelkörpers zu dessen Gelenkpfanne wird."

Der „Intervertebralknorpel" Gegenbaurs ist nach Goette bei den Reptilien nicht als ein unverkalkter Rest eines ursprünglich kontinuierlichen Knorpelrohres anzusprechen, sondern er setzt sich aus zwei Teilen zusammen, nämlich aus dem früheren „faserigen Intervertebralringe", der nachträglich von einem Außenwulst umgeben wird und dem kranialen Endstücke des nächst folgenden Wirbelkörpers, das von der Verknöcherung nicht ergriffen wird, sondern dieselbe Struktur annimmt, wie der Intervertebralring. Der Gelenkkopf kommt nach ihm also dadurch zustande, daß der ganze Intervertebralring plus Außenwulst mit dem vorhergehenden Wirbel verschmilzt, während der folgende Wirbelkörper sich selbst aus seinem unverkalkten kranialen Endstück eine Gelenkpfanne bildet.

Bezüglich der Krokodile bemerkt derselbe Autor, daß sie „intervertebral ähnliche faserige Ringe, beziehungsweise Scheiben besitzen, wie die Saurier, die sich aber nicht in Gelenkköpfe verwandeln, sondern als Menisci zeitlebens selbständige Wirbelteile bleiben". Wie aus vorstehendem hervorgeht, sind die Ansichten der Forscher hierüber sehr verschieden. Doch ist diejenige Gegenbaur's wohl als die richtigere anzunehmen. Weitere Untersuchungen auf Klarstellung wären jedenfalls sehr zu wünschen. Wenn es sich bewahrheitet, daß, wie Goette annimmt, der Intervertebralring bei den Krokodilen keinen Anteil an der Gelenkbildung hat, dann bedürfen die oben beschriebenen Gelenkköpfe und Pfannen

der definitiven Krokodilwirbel noch sehr einer entwicklungsgeschichtlichen Aufklärung. Nach Brünauer (21, p. 145) kommt bei der Ringelnatter die Gelenkbildung sogar dadurch zustande, daß „der rückwärtige Teil des Wirbels zum Gelenkkopf wird, während der vordere Teil des nächstfolgenden Wirbels mit der faserigen Intervertebralschicht zur Gelenkpfanne verschmilzt".

Trotz der widersprechenden Ansichten der Autoren berechtigt uns diese kurze Skizze anzunehmen, daß wenigstens bei einer großen Anzahl, wenn nicht bei allen Reptilien, soweit Wirbelkörpergelenke vorhanden sind, diese mehr oder weniger unter Mitwirkung der Intervertebralpartien zustande kommen.

Die Annahme, daß auch bei den Vögeln die Gelenkbildung auf diese oder ähnliche Weise sich vollziehe, gerät bereits sehr ins Schwanken durch das Aussehen, das ein Längsschnitt durch den Wirbel eines ausgewachsenen Vogels zeigt. Zur Abbildung 10 habe ich den Wirbel eines der primitivsten Vögel gewählt den unsere Fauna aufweist, eines Pinguinen. Hier zeigt das Innere des Wirbelkörpers von vorn bis hinten ein und dieselbe Struktur. Von Gelenkpartien, die aus dem Zwischenwirbel hervorgegangen sein können, ist nichts zu erkennen. Es wäre nun denkbar, daß infolge der kolossalen Vakuolisierung der Vogelwirbel zum Zwecke der Herabsetzung des Gewichtes die Grenzen zwischen dem eigentlichen Wirbelkörper und den gelenkbildenden Elementen verwischt wären. Aus diesem Grunde habe ich auch heterocöle Reptilienwirbel daraufhin untersucht, bei denen von einer übergroßen Vakuolisierung keine Rede sein kann. Es sind dies die oben genannten Halswirbel von *Chelys fimbriata* und *Podocnemys expansa* (Fig. 11). Auch hier fand ich die Verhältnisse des Wirbelkörpers nicht anders als bei den Vögeln. Es tauchte daher die Annahme auf, daß sich das Sattelgelenk nicht unter Anteilnahme der Zwischenwirbelpartien entwickele, sondern daß der Wirbelkörper selbst eine heterocöle Gestalt annehme. Diese Vermutung hat sich, wie im folgenden näher ausgeführt und bewiesen werden soll, bestätigt durch embryologische Untersuchungen, die ich aus vorher angegebenen Gründen hauptsächlich an Hühnerembryonen angestellt habe.

Die rhachitome Wirbelform ist bei den Vögeln, wie in der Reihe der Reptilien, keine selbständige Erscheinung, sondern nur eine Übergangsstufe zu den späteren Verwandlungsprozessen. Bereits während der Bildung der primären Wirbelkörpersäule tritt auf der Grenze des fünften und sechsten Tages eine Gliederung in ihr auf in Form einer größeren Ansammlung der Zellen an Stelle der früheren Intervertebralspalte (s. oben). Deutlicher noch wird dies im Laufe des sechsten Tages (Fig. 3a). Es zeigen sich an diesem Tage hier dieselben Verhältnisse, wie Goette (60) sie von Lacerta beschreibt, indem jeder Intervertebralring von einem

Außenwulste umgeben ist, der eine intervertebrale Verdickung des Perichondriums darstellt. Am siebenten Tage beginnt die nunmehr knorpelige Wirbelsäule sich in einzelne Wirbelkörper zu zerteilen, die sich deutlich gegen die dunkler gefärbten Zwischenwirbelpartien abheben (Fig. 4a). Die sehr dicht zusammengedrängten Zellen im Intervertebralraume gehen kontinuierlich in die Zellen des Perichondriums über. Der Außenwulst ist wieder verschwunden und an seine Stelle buchtet sich das Perichondrium etwas gegen die Chorda ein, ein Verhalten, das, wie Schwark (120) sehr richtig bemerkt, zu der Annahme Veranlassung geben könnte, die Zellen des Perichondriums seien hier von außen her zwischen die Wirbelkörper eingewuchert. Infolge der Verhältnisse aber, wie sie sich bereits am sechsten Tage vorfinden, muß man der Ansicht Gegenbaurs beipflichten, der annimmt, daß die Anhäufung der Zellen durch Wucherung an Ort und Stelle zustande komme. Es findet hier derselbe Vorgang statt, wie bei jeder anderen Gelenkbildung, wo es auf den ersten Blick den Anschein haben könnte, als ob sich eine Anhäufung von Zellen vom Periost aus entwickele, und doch nehmen alle Autoren eine örtliche Zellwucherung an.

Über die Entstehung der Zwischenwirbelpartien bei Sphenodon schreibt Schauinsland (116, p. 541): „Der ‚Zwischenwirbel' entwickelt sich genau in der Mitte des ursprünglichen Ursegmentes. Die Perichordalzellen beginnen an dieser Stelle gegenüber denen der vertebralen Partien sich histologisch zu differenzieren. So entsteht der ‚Zwischenwirbelkörper', der mehr oder weniger von den Basen der unteren Bögen (Spangen) umwachsen wird. An der Verknorpelung oder Verknöcherung nimmt der Zwischenwirbel nie teil, sondern stellt eine bindegewebige, allmählich in die beiden benachbarten Wirbelenden übergehende Scheibe dar, die als Intervertebralligament funktioniert. Eine ähnliche Ausbildung der intervertebralen Partien weisen fast nur noch die Ascalaboten auf; sie und Sphenodon erinnern darin tatsächlich an die perennibranchiaten Amphibien, mit denen sie ja auch die amphicölen Wirbelkörper teilen. Allerdings wird diese Amphicölie in älteren Stadien bei Sphenodon dadurch verringert, daß das intervertebrale Gewebe etwas nach innen in die knöchernen Doppelkegel hineinwächst und dort die Chorda mehr oder weniger stark verdrängt." Hinsichtlich dieser letzteren Bemerkung vergleiche man die obige Beschreibung der intervertebralen Chordaeinschnürungen bei den Vögeln. Der Ansicht Schauinsland's, daß sich der Zwischenwirbel genau in der Mitte des Ursegmentes entwickeln soll, kann ich nicht beistimmen. Dies könnte nur der Fall sein, wenn die beiden Abschnitte des Sklerotoms gleich groß wären. Da aber bei fast allen Amnioten, auch bei Sphenodon, der kaudale Sklerotomabschnitt den kranialen an Ausdehnung übertrifft, so entsteht der Zwischenwirbel nicht in der Mitte des Ur-

segmentes, sondern wird kranialwärts von dieser Stelle zwischen den beiden Sklerotomabschnitten angelegt. Dies geht auch aus der Figur 299 Schauinsland's hervor.

Die den Intervertebralraum ausfüllenden dicht zusammengehäuften Zellen dringen ebensowenig, wie vorher die Intervertebralspalte, bis ganz an die Chorda vor. Vielmehr lagern sich zwischen beiden abgeplattete spindelförmige Zellen ein, die in Reihen parallel zur Chorda angeordnet, als ein ringförmiges Band von einem Wirbelkörper zum folgenden übergehen. Sie bilden die Grundlage für die Ligamenta suspensoria. Jäger, der Entdecker derselben, und nach ihm viele andere Autoren, haben sich mit der Entstehung dieser Bänder beschäftigt, so daß es überflüssig ist, hierauf nochmals näher einzugehen.

Die Superficies articulares der primären Wirbelkörper liegen sich von Anfang an (am siebenten Tage) nicht völlig plan gegenüber. Sowohl die kraniale wie die kaudale Fläche weist eine leichte Konvexität auf (Fig. 4a). Diese bikonvexe Form des primären Wirbelkörpers wird am achten Tage noch deutlicher (Fig. 4a u. b). An diesem Tage haben die Bogenbasen den letzteren bereits völlig umfaßt. Einige Mikromillimeter oberhalb der Chorda, zwischen dieser und dem Nervenrohr, ist indessen die Trennung zwischen den oberen Bögen und dem primären Wirbelkörper noch deutlich sichtbar. Diese Stelle liefert den Schlüssel zur Erklärung der eigentümlichen Gestalt, die am achten Tage die Superficies articulares des sekundären Wirbelkörpers aufweisen.

In der Mitte der kranialen Gelenkfläche befindet sich nämlich eine leichte kuppelartige Erhöhung des Körperknorpels, die der Oberfläche des primären Wirbelkörpers entspricht. Zu beiden Seiten desselben lassen die abgerundeten kranialen Kanten der Bogenbasen je einen medialen Fortsatz hervorwachsen. Hierdurch kommen rechts und links zwei weitere Erhöhungen zustande, die diejenige des primären Wirbelkörpers noch etwas überragen und von ihr durch eine Furche getrennt werden, welche die Grenze zwischen den Bogenbasen und dem primären Wirbelkörper angibt. So stellt die kraniale Gelenkfläche des sekundären Wirbels auf dem horizontalen Längsschnitte (Fig. 5a) eine gewellte Linie dar (⌒⌒⌒), in deren Mitte sich eine Öffnung für die durchziehende Chorda befindet.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse an der kaudalen Wirbelfläche. Hier reichen die Bogenbasen mit ihren kaudalen ebenfalls abgerundeten Kanten nicht über das konvexe Ende des primären Wirbelkörpers hinaus, vielmehr wird die Konvexität des letzteren durch die Vereinigung mit den Bogenbasen für den sekundären Wirbelkörper noch verstärkt. Dieser wäre demnach als ein procöler Wirbel anzusprechen, wenn nicht im Zentrum der kranialen Superficies articularis jene Erhöhung vor-

handen wäre und die Bogenbasen nicht nur lateral, sondern allseitig die Oberfläche des primären Wirbelkörpers überragten. Diese Vorgänge spielen sich zu einer Zeit ab, in der die Chorda vertebral ihre größte Einschnürung erfährt. Der sekundäre Wirbelkörper zeigt deshalb in diesem Stadium eine eigenartige Kombination von Amphicölie, Procölie und Heterocölie.

Die eigentliche Ausbildung des Sattelgelenkes erfolgt gegen Ende des neunten und am zehnten Tage. Schwark (120, p. 581) berichtet über diesen Vorgang folgendermaßen: „Die Gelenkbildung kommt dadurch zustande, daß in den Intervertebralräumen eine Auflockerung und Resorption von Zellen in bestimmten Richtungen vor sich geht. Je nachdem nun diese Zellresorption nur in einer oder in zwei hintereinander liegenden Lagen stattfindet, kommt es zur Bildung einer einfachen Gelenkhöhle, oder gleichzeitig eines Zwischenwirbelbandes; letzteres ist an den Halswirbeln der Fall." Wie er sich die Auflockerung und Resorption von Zellen zum Zwecke der Gelenkbildung dachte, führt Schwark nicht näher aus. Ich kann ihm darin auch nicht beistimmen. Vielmehr ergibt sich aus meinen Untersuchungen, daß der primäre Wirbelkörper mit Unterstützung der Bogenbasen eine heterocöle Gestalt annimmt und beide Komponenten zusammen die Sattelgelenke des sekundären Wirbels bilden. Wie dieser Prozeß sich vollzieht, soll im folgenden näher ausgeführt werden.

Die am achten Tage schon vorhandenen, von den kranialen Kanten der Bogenbasen ausgehenden medialen Fortsätze nehmen am neunten Tage an Umfang beträchtlich zu und wachsen weiter nach vorne. Sie schieben sich dabei an dem kaudalen Ende des vorhergehenden Wirbels vorbei und umfassen dieses rechts und links. Infolgedessen überragen sie jetzt die mittlere Partie der kranialen Superficies articularis um ein ansehnliches Stück. Dieses Vorrücken der aus den Bogenbasen hervorgegangenen Knorpelpartien findet aber nur, wie schon gesagt, in der Mitte der kranialen Kanten statt. Ventral und dorsal dagegen bleiben diese hinter der Oberfläche des primären Wirbelkörpers zurück. Mittlerweile wird die Vereinigung des letzteren mit den Bogenbasen eine so innige, daß die sie am achten Tage noch trennende Furche allmählich verschwindet und von Knorpelgewebe ausgefüllt wird, das dann einen Übergang zwischen Beiden vermittelt. Die konvexe Oberfläche des primären Wirbelkörpers gestaltet sich infolge dieser Verschmelzung derartig um, daß sich ihr äußerer Rand rechts und links kranialwärts, ventral und dorsal kaudalwärts verschiebt, um so in die Bogenbasen überzugehen. Dadurch kommt für die gesamte kraniale Superficies articularis des sekundären Wirbelkörpers am zehnten Tage jene sattelförmige Gestalt zustande, die sich auf frontalen Längsschnitten (Fig. 6a) als eine konkave, auf sagitalen Längsschnitten (Fig. 6b) als eine konvexe Linie darstellt.

Am kaudalen Ende spielen sich fast dieselben Entwickelungsvorgänge ab, nur im umgekehrten Verhältnisse. Durch das seitliche Vorrücken der Bogenbasen am neunten Tage wird die Konvexität der kaudalen Superficies articularis in der horizontalen Ebene noch verschärft. Gleichzeitig umwachsen ventral und dorsal die äußeren Knorpelpartien die Gelenkfläche des nächstfolgenden Wirbels und umgreifen dieselbe an diesen Stellen ebenso, wie sie selbst von letzteren lateral umschlossen werden. Auch hier paßt sich die Oberfläche des primären Wirbelkörpers den neuen Verhältnissen derartig an, daß auch die kaudale Superficies articularis des sekundären Wirbelkörpers eine Sattelform erhält, diesmal aber frontal konvex, sagital konkav.

Auch während der Gelenkbildung behält die Chorda dorsalis noch immer ihre größte vertebrale Einschnürung bei, so daß das Sattelgelenk sich unmittelbar am amphicölen Wirbel entwickelt. Es liegt darin eine direkte Anpassung unserer heutigen Vögel an die paläontologischen Saururen und Odontornithen, soweit sie mit amphicölen Wirbeln ausgestattet waren. Man dürfte daher, in Anbetracht der geschilderten ontogenetischen Entwickelungsvorgänge, wohl nicht fehlgehen in der Schlußfolgerung, daß die Sattelgelenke auch phylogenetisch direkt aus der amphicölen Wirbelform hervorgegangen sind. Zu einer derartigen Annahme sind wir um so mehr berechtigt, als an der Halswirbelsäule des Ichtyornis nach Fürbringer (42, p. 1600, Anm. 4) bereits Anfänge von in Ausbildung begriffenen Sattelgelenken vorhanden sind. In demselben Sinne spricht sich auch Gegenbaur (54, p. 247) aus, indem er sagt: „Die Vorfahren der Krokodile, die Teleosaurier, sowie viele andere fossile Saurier besaßen amphicöle Wirbel. Auch der sattelförmige Gelenkzustand der Vögel ist aus dem amphicölen hervorgegangen."

Daß sich die phylogenetische Entwickelung des heterocölen Wirbeltypus schon in früher geologischer Zeit vollzogen hat, beweisen die in Amerika gefundenen Kreidevögel (Hesperornis), welche bereits sattelförmige Wirbelgelenkflächen besaßen.

Sobald das Sattelgelenk im großen und ganzen hergestellt ist, beginnt sofort die Ausbildung der Gelenkhöhlen und des freien Meniscus in der Weise, daß die den Intervertebralraum ausfüllenden Zellen sich zunächst von der kaudalen Gelenkfläche des vorhergehenden Wirbels, mit der sie schon vorher nur noch in lockerem Zusammenhange standen, ablösen. Dasselbe geschieht dann auch an der kranialen Oberfläche des nächstfolgenden Wirbels. So kommt zwischen je zwei Wirbeln eine Gelenkhöhle zustande, die durch eine ringförmige, zunächst noch bindegewebige Schicht, den Meniscus, in zwei Hälften, eine kraniale und eine kaudale, getrennt wird. In kontinuierlicher Verbindung bleibt der Meniscus nach innen mit dem Ligamentum suspensorium, nach außen mit dem Ligamentum transversum (Fig. 6a u. b.).

Dieser Vorgang beginnt wieder an den vorderen Halswirbeln und schreitet kaudalwärts fort, sodaß man an einigen Brustwirbeln des abgebildeten Stadiums den Meniscus noch im Zusammenhang mit dem ihm folgenden Wirbel und weiter nach hinten mit den beiden anliegenden Wirbeln beobachten kann.

Durch das Auftreten des freien Meniscus erst nach der Gelenkbildung ist es auch leicht verständlich, daß derselbe die Sattelformen der beiden anliegenden Gelenkflächen getreu nachahmt. Er stellt, vom Kopfe aus betrachtet, im frontalen Längsschnitte einen konkaven, im sagitalen Längsschnitte einen konvexen Streifen dar.

Infolge der oben zitierten Bemerkung kommt Schwark zu dem Schlusse, daß die Gelenkbildung der Vögel ähnlich sei derjenigen der Krokodile, sodaß erstere sich darin eng an letztere anschlössen. Ich kann ihm darin natürlich nicht beistimmen. Bei den Krokodilen verdankt das Wirbelkörpergelenk, wie bei *Lepidosteus*, den Amphibien und den übrigen Reptilien, seine Entstehung dem Zwischenwirbel und wird sekundär dem Wirbelkörper angegliedert. Bei den Vögeln dagegen hat der Meniscus mit der Entwickelung dieses Gebildes nichts zu tun, sondern dessen Entstehung ist hier gewissermaßen primär zu nennen. Es scheint, daß diese Art der Wirbelgelenkbildung den beiden obersten Klassen der Vertebraten eigen ist; denn Grix stellte (62 p. 47) fest, daß bei den Ungulaten „schon in den jüngsten Stadien der Wirbel, wo noch homogener Knorpel und Chorda allein vorhanden sind, der Knorpelwirbel an seinem vorderen Ende eine deutliche Vorwölbung zeigt, die weniger beim Schaf, mehr beim Rind und am stärksten beim Pferd ausgeprägt ist. Diese Hervorwölbung ist die erste Anlage des späteren Gelenkkopfes, und dieser selbst entsteht dadurch, daß die erwähnte Vorwölbung für sich allein verknöchert und dann mit dem zu gleicher Zeit verknöchernden Wirbelkörper verschmilzt. Auf dieselbe Weise entsteht die Gelenkpfanne. Beide also, Pfanne und Kopf, sind schon bei den ganz jungen Wirbeln vorhanden und gehören mit zum Wirbelkörper". Der Zwischenwirbel beteiligt sich demnach auch bei den Ungulaten nicht an der Gelenkbildung. Es bietet sich späteren Untersuchern in dieser Beziehung bei anderen Amnioten, Reptilien wie Säugetieren noch ein dankbares Arbeitsfeld.

Eine Berichtigung möchte ich hier noch anführen, die die Bemerkung Schwark's betrifft, daß die Existenz des Meniscus zuerst von Barkow (4) nachgewiesen worden sei. Bereits in Meckel's „System der vergleichenden Anatomie" (Bd. II 95, p. 42) wird derselbe mit folgenden Worten erwähnt: „Die Körperflächen der Halswirbel werden durch lockere Kapselbänder, in denen sich ein beweglicher dünner Zwischenknorpel befindet, der bloß mit dem Umfang des Kapselbandes verwachsen ist, vereinigt". Auch Remak (110 p. 43) beschreibt ihn unter

dem Namen einer Zwischenwirbelscheibe. Bei dem Versuche, die Wirbelkörper mit Nadeln voneinander zu trennen, fand er, daß die Ablösung immer vor der Zwischenwirbelscheibe zustande kommt. Dieser Befund führte ihn zu dem Schlusse, daß die Zwischenwirbelscheibe „aus dem Schwanzteile des primitiven Wirbelkörpers (den wir heute als Sklerotom bezeichnen) oder, was dasselbe ist, aus dem Kopfteile des sekundären Wirbelkörpers hervorgehe, sodaß sie ihrem Ursprunge nach zu dem hinter ihr liegenden Wirbelkörper gehöre". Auch nach Männich (88 p. 20) kommt der Meniscus durch eine Wucherung von Bindegewebszellen an der kranialen Oberfläche eines jeden Wirbels zustande. Er nimmt an, daß er damit dasselbe sage, wie Froriep. Das stimmt indessen nicht; denn letzterer gibt (41 p. 211) nur an, daß an der kranialen Oberfläche des Wirbelkörpers eine Bindegewebsschicht liege, die als intervertebraler Meniscus gedeutet werden könne, ohne aber von Entstehung desselben aus dem Wirbelkörper zu sprechen. Bei Männich's Bemerkung kann man leicht zu der irrigen Annahme gelangen, daß die Wucherung der Bindegewebszellen von der kranialen Oberfläche des primären oder sekundären Wirbelkörpers ausgehe. Das ist aber keineswegs der Fall. Vielmehr setzt die Anhäufung der Zellen, der später der Meniscus seine Entstehung verdankt, zwischen den beiden Sklerotomabschnitten schon zu einer Zeit ein, wo von Wirbelkörpern noch gar keine Rede sein kann.

Die vorstehenden entwicklungsgeschichtlichen Ausführungen haben nur für den kranialen Abschnitt der Wirbelsäule Gültigkeit und auch hier noch mit Ausnahme der beiden ersten Halswirbel. Letztere artikulieren bekanntlich nicht mittels eines Sattelgelenkes aufeinander, sondern die Gelenkverbindung wird hier durch den Dens epistropheus vermittelt, der mit der ventralen inneren Fläche des Altasringes in gelenkiger Verbindung steht. Es ist seit Jäger (79 p. 537) bekannt, daß der Zahnfortsatz des zweiten Halswirbels ontogenetisch nicht zu diesem gehört, sondern das Zentrum des ersten Halswirbels darstellt, das sich von letzterem ablöst und kranial ventral an ersteren ansetzt. Jäger gelangte zu dieser Erkenntnis auf Grund eines von ihm gefundenen eigenen Verknöcherungsherdes dieses vorderen Abschnittes des Epistropheus. Der sogenannte Atlasring wird gebildet von den beiden oberen Bögen und dem Interzentrum (Fig. 6a u. b und 8). Ein solches Interzentrum besitzt, wie schon Froriep, Parker, Gadow, Männich u. a. gezeigt haben, auch der zweite Halswirbel, während es den übrigen zu fehlen scheint. Darin liegt wieder eine nahe Relation zwischen Vögeln und Reptilien.

Zum Vergleiche habe ich eine Skizze zugezogen, die ich bei Mcgregor (94 p. 62) von den beiden ersten Halswirbeln eines Phytosauriers vorfand (Fig. 9). Sie zeigt, daß im wesentlichen die Verhältnisse bei den Vögeln keine anderen sind, wie bei den Reptilien.

Derartige Intercentra wurden für eine große Anzahl der letzteren nachgewiesen — für die Lacertilien, Sphenodon, Geckotiden und Pelycosaurier (Perm.), für Protorosaurier und Hyperodapodon — sodaß man wohl berechtigt ist anzunehmen, daß sich, wie bei den Vögeln, diese Gebilde auch durch die ganze Reihe der Reptilien verfolgen lassen. Ob die ventral vorspringenden Knorpelpartien der Wirbelkörper, die von Owen und mit ihm auch von anderen Autoren Hypapophysen genannt werden, wirklich Intercentra darstellen, will ich nicht entscheiden. Jedoch geht meine Ansicht dahin, daß es sich hier nicht um solche, sondern um Anlagen von Pleurocentren handeln dürfte.

Wie in seinem Verhalten zur Chorda, so bleibt auch in der Gelenkbildung der kaudale Abschnitt der Wirbelsäule gegenüber dem kranialen weit zurück. An den Sakralwirbeln, die sich ursprünglich (am siebenten Tage), wie bei den Reptilien, nur in der Zahl von zwei vorfinden, kommt es überhaupt nicht zur Bildung von ausgesprochenen Gelenkflächen. Ebensowenig tritt dies an den Schwanzwirbeln ein. Vielmehr liegen hier die Wirbelkörper noch völlig plan einander gegenüber, wenn im vorderen Teile der Wirbelsäule die Sattelgelenke schon ausgebildet sind, und, wo keine Gelenke zur Ausbildung gelangen, findet aus diesem Stadium heraus die Verwachsung der Wirbelkörper, soweit dies noch nicht geschehen ist, statt.

Über das Verhalten des Meniscus in diesem kaudalen Abschnitte der Wirbelsäule bemerkt Jäger (79 p. 530): „An der Halswirbelsäule bleibt der Meniscus frei; an der Brustwirbelsäule verwächst der Meniscus zum Teil und an der Schwanzwirbelsäule ganz mit den beiden anliegenden Wirbelkörperflächen". Er muß dabei von der Voraussetzung ausgegangen sein, daß der Meniscus auch an der Brust- und Schwanzwirbelsäule erst frei werde und dann wieder ganz oder teilweise sich mit den anliegenden Wirbeln verbinde. Das ist aber keineswegs der Fall. Er wird vielmehr an der Brustwirbelsäule nur zum Teil und an der Schwanzwirbelsäule überhaupt nicht frei, sondern bleibt hier in kontinuierlicher Verbindung mit den Wirbelkörperflächen.

Unterschiede, wie sie in der Entwickelung verschiedener Arten innerhalb ein und derselben Klasse — neuerdings von Tander (125 p. 403) in der Entwickelung des Hühnchens und Kiebitzes — festgestellt wurden, warnen uns davor, Entwickelungsverhältnisse, wie wir sie bei einer Art konstatierten, ohne weiteres auch auf die ganze Klasse zu übertragen. Indessen glaube ich nicht, daß derartige fundamentale Entwicklungsvorgänge, wie sie vorstehend für das Wirbelkörpergelenk des Hühnchens dargestellt wurden, bei anderen Vögeln großen Variationen unterworfen sind. Zu dieser Annahme halte ich mich um so mehr berechtigt, als ich auch bei Tauben und Kiebitzen ganz dieselben Vorgänge — natürlich in anderem chronologischem Verhältnisse — gefunden habe.

Was nun die entwickelungsgeschichtliche Erkenntnis des Wirbelkörpergelenkes der Vögel inbezug auf die Beurteilung der Sauropsidenfrage anbelangt, so sei zum Schlusse noch kurz folgendes ausgeführt. Die Literatur über die Stammesverwandtschaft der Vögel und Reptilien ist, wegen der selbst in den wichtigsten Punkten meist diametral gegenüberstehenden Ansichten der Autoren, nicht geeignet, eine entscheidende Antwort auf die Frage nach den Ahnen der Vögel zu geben. Wir werden noch solange auf Hypothesen angewiesen sein, als wir nicht mit weiterem paläontologischem Material versehen sind. Daß die Wurzel des Stammbaumes der Vögel tatsächlich in der Reihe der Reptilien zu suchen ist, wird heute wohl nicht mehr bezweifelt; jedoch eine definitive Entscheidung darüber zu fällen, wo diese Wurzel liegt, ist noch der Zukunft vorbehalten.

Es handelt sich in der bisherigen Literatur hauptsächlich um zwei Fragen: 1. Haben wir in uns bis jetzt bekannten Reptiliengruppen die direkten Vorfahren oder nur Verwandte der Vögel zu erblicken? 2. Haben wir einen monophyletischen oder einen diphyletischen Ursprung der Vögel anzunehmen? Die große Menge der zur Beantwortung dieser Fragen aufgestellten Erklärungen ist schon das sicherste Zeichen dafür, daß sich keine derselben einer allgemeinen Anerkennung erfreut. Ich will hier kurz die Ansichten einiger Forscher erläutern.

Schon vor nahezu 100 Jahren wies Meckel auf Ähnlichkeiten zwischen den Vögeln und den Reptilien hin. Gegenbaur erblickte in dem Tarsus des *Compsognatus* ein Gebilde, das in diesem „eine die Reptilien aufs engste mit den Vögeln verknüpfende Zwischenform nachweisen lasse", ohne jedoch von Abstammung zu reden. Zahlreiche Untersuchungen, die sich auch auf die Beziehungen der Wirbelsäule der rhachitomen und embolomeren Stegocephalen zu derjenigen der Amphibien und Amnioten ausdehnten, führten den verdienstvollen Palaeontologen Cope zu dem Schlusse, daß der Ursprung der Vögel ein diphyletischer sei und daß ihre Ahnen in den *Pterosauriern* und den *Dinosauriern* zu suchen seien. Letztere besonders werden von vielen Forschern für die Vorfahren der Vögel angesehen und haben als solche außer in Cope u. a. in Dollo (34) und Baur (5 u. ff.) die eifrigsten Verteidiger. Dollo erblickt in den *Ornitholestiden* die Stammeltern der Vögel. Baur neigt mehr einem monophyletischen Ursprunge zu, indem er (6) annimmt, daß sich die Ratiten aus den herbivoren *Dinosauriern* und zwar aus ornithopodenähnlichen Formen, die Carinaten aber aus den Ratiten entwickelt hätten. Die carnivoren Dinosaurier stehen nach ihm in keinem direkten genetischen Zusammenhange mit den Vögeln, da ihnen ein Pubis fehle. Sie sterben in der Kreide aus, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Daß *Archaeopteryx* mit *Campsognatus* zu gleicher Zeit gelebt hat, erklärt er damit, daß letzterer

ein carnivorer Dinosaurier und deshalb mit ersterem nicht in Verbindung zu bringen sei. Für direkte diphyletische Abstammung der Vögel plädiert auch Wiedersheim. Die Carinaten leitet er (131) auf dem Wege über *Archaeopteryx* von langschwänzigen Reptilien ab, deren saurierartige Urform sich schon in vortriassischer Zeit in drei Richtungen spaltete (*Rhamphorhynches, Pterodactylus* und die Vorfahren des *Archaeopteryx*). Die Ratiten stammen nach ihm von dinosaurierartigen Vorfahren, speziell von den *Ornitholestiden* ab. Owen neigt einer monophyletischen Ansicht zu. Er hält es für möglich, daß sich aus den Pterosauriern *Archeopteryx*, aus *Archaeopteryx* (Saururen) die Carinaten und aus diesen die Ratiten entwickelt hätten. Aber die Beweise für die Annahme einer direkten Abstammung der Vögel von einer der genannten Gruppen vermißt er ebenso wie Vogt, der einen diphyletischen Ursprung, wenn überhaupt eine Ableitung möglich ist, bevorzugt. „Eine von den Dinosauriern ausgehende Linie", so schreibt letzterer, „könnte nur zu den Ratiten gelangen" während die Carinaten von fünfzehigen eidechsenartigen Landreptilien abstammen könnten. Andere Autoren verneinen die Möglichkeit der direkten Ableitung der Vögel von irgend einer der uns bekannten Reptiliengruppen. Sie stimmen teils für in intimere oder entferntere Verwandtschaft, teils für bloße Ähnlichkeit. Dames, einer der eifrigsten Gegner der Anschauungen von Cope, Baur etc., kommt auf Grund seiner ausgedehnten Studien an dem Berliner *Archaeopteryx* in seiner Entgegnung an Herrn Dr. Baur (31) zu folgendem zusammenfassendem Resultate: „Ich hatte in meiner Archaeopteryx-Arbeit an Beispielen nachgewiesen, daß die geologisch ältesten Dinosaurier nicht die reptilienähnlichsten, und die geologisch jüngsten nicht die vogelähnlichsten sind, und daß eine allmähliche Annäherung an die Vögel-Hinterextremitäten nicht stattfindet, wie das zur Stütze der Baur'schen Hypothese notwendig wäre. . . Lange nach der Zeit, wo schon reduzierte Typen (Amphisaurus) vorhanden waren, treten die gar nicht reduzierten, schwerfälligen, in ihrem Beckenbau reptilienähnlichsten Dinosaurier (Sauropoden) auf". Er schließt daraus, daß uns die Stammeltern der Vögel noch nicht bekannt seien. Er stimmt damit Huxley bei, der (73) sich folgendermaßen über die Ahnen der Vögel äußerte: „There can be no doubt that the hind quarters of the Dinosauria wonderfully approached those of birds in their general structure, and therefore that these extinct reptiles were more closely allied to birds than any which now live. . . It may be regarded as certain that we have no knowledge of the animals which linked reptiles and birds together historically and genetically, and that the Dinosauria, with Compsognathus, Archaeopteryx, and the struthious bird, only help us to form a reasonable conception of

what these intermediate forms may have been". Marsh entscheidet sich für sehr intime Verwandtschaft der Dinosaurier und Vögel. „It is now generally admitted by biologiste who have made a study of the vertebrates that birds have come down to us through the dinosaurs, and the close affinity of the latter with recent struthious birds will hardly be questioned". — „Some of these diminutive Dinosaurs were perhaps arboreal in habit, and the difference between tham may have been at first mainly one of feathers". „Their (Dinosauria and Aves) close affinity has now been cleary demonstrated". Fürbringer erblickt in den Dinosauriern nur nahe Verwandte der Vögel. Dasselbe gilt nach ihm auch für die Crocodilier und die Lacertilier. Er spricht sich ganz entschieden gegen eine diphyletische Entstehung der Vögel aus. Mehnert hält es auf Grund seiner Studien über das Os pelvis der Vögel für ausgeschlossen, daß die ornithopoden Dinosaurier die Vorfahren der Vögel gewesen sind. Sie bildeten vielmehr einen Seitenzweig des gemeinsamen Sauropsidenstammes, welcher keine jetzt lebenden Nachkommen mehr besitzt. Osborn hingegen bezeichnet es wieder als möglich, daß die Vögel von dinosaurierartigen Urformen ausgegangen seien. Er meint: „Upon the whole therefore, the dinosaur — avian stem hypothesis deserves not to be discarded but to be very seriously reconsidered in connection with future research and discoveries among birds and dinosaurs". Bittner plädiert für eine Abstammung der Vögel von den Anchisauriden.

Diese kurze Skizze (weit davon entfernt Anspruch auf Vollständigkeit zu machen), beweist zur Genüge, daß meine oben gemachte Behauptung, die Bestimmung der Ahnen der Vögel sei noch der Zukunft überlassen, richtig ist. Gewiß sind die nahen Relationen zwischen den Vögeln und verschiedenen Reptiliengruppen (Dinosaurier, Pterosaurier, Krokodile, Lacertilier etc.) nicht zu verkennen, aber derartige Konvergenzanalogien, wie sie bisher angeführt und beschrieben wurden, berechtigen uns keineswegs dazu, eine direkte Abstammung der Vögel von der einen oder anderen Art der genannten Reptilien zu behaupten.

Vorstehend habe ich nachgewiesen, daß sich unsere heutigen Vögel betreffs des heterocölen Wirbeltypus direkt an ihre mit amphicölen Wirbeln ausgestatteten Vorfahren, die Saururen, als deren uns heute bekannten Vertreter wir *Archaeopteryx* und *Ichthyornis* betrachten dürfen, anschließen. Es ist wohl anzunehmen, daß sich durch spätere Untersuchungen ein allmählicher Übergang zwischen den Saururen und den heutigen Vögeln konstatieren lassen wird. Auffällig ist die Erscheinung, daß in verhältnismäßig kurzer geologischer Zeit einesteils Vögel mit amphicölen Wirbeln *(Archaeopteryx)*, anderenteils solche mit heterocölen Wirbeln *(Hesperornis)* hintereinander auftreten.

Es ist daher wohl anzunehmen, daß mit der einseitigen Ausbildung der Vorderextremitäten zum Flugorgan und dem Aufrichten des Körpers auf die Hinterbeine sich dieses für die Vögel physiologisch so wichtige Gelenk an der Halswirbelsäule phylogenetisch verhältnismäßig schnell ausgebildet hat. Damit wäre auch die ontogenetische Tatsache in Einklang zu bringen, daß das Sattelgelenk schon in einem sehr frühen Embryonalstadium fertiggestellt ist. Ein Zwischenglied wäre uns in den *Ichthyornithes* und den *Enaliornithes* gegeben, bei denen nach Fürbringer die heterocöle Wirbelform am Halse in Bildung begriffen ist. Es ist daher klar, daß eine Verknüpfung der Carinaten, wie der Ratiten mit den Reptilien nur vermittels der mit amphicölen Wirbeln ausgestatteten mesozoischen Vögel möglich ist.

Die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen sind kurzgefaßt folgende:

Die Bildung von Wirbelkörpern und Wirbelbögen erfolgt bei den Vögeln in derselben Weise wie bei den Reptilien. Unbedeutendere Unterschiede bestehen nur in der geringeren Beteiligung des kranialen Sklerotomabschnittes besonders an der Bildung des oberen Bogens und in der massenhafteren Entfaltung des Körperknorpels.

Die morphologischen Veränderungen des innerhalb eines Halswirbelkörpers verlaufenden Chordastückes sind folgende:

1. ohne Einschnürungen bis zum vierten Tage; Fig. 1;
2. zwei Einschnürungen (intervertebral) und eine Erweiterung (vertebral); fünfter und sechster Tag; Fig. 2a u. 3a, b;
3. drei Einschnürungen (zwei intervertebral und eine vertebral) und zwei Erweiterungen (vertebral) — amphicöles Wirbelstadium —; siebenter bis zehnter Tag; Fig. 4a, b — 6a, b;
4. vier Einschnürungen (zwei intervertebral und zwei vertebral) und drei Erweiterungen (vertebral); elfter und folgende Tage; Fig. 7.

Das Spinalganglion, welches anfangs vertebral lag, wird infolge des Wachstums des oberen Bogens kaudalwärts zurückgedrängt und kommt so intervertebral zu liegen; es wird in kranio-kaudaler Richtung zusammengepreßt.

Das Sattelgelenk entwickelt sich direkt aus der amphicölen Wirbelform ohne Zutun des Meniscus.

Der freie Meniscus wird erst nach der Fertigstellung des Gelenkes gebildet.

Zeichenerklärung.

Der Pfeil zeigt die Richtung kranialwärts an.

a Atlas
bb Bogenbasen
ch Chorda
cl Cutislamelle
de Dens epistropheus
e Epistropheus
ep Epidermis
g Gehirn
ic_1 Interzentrum des Altas
ic_2 Interzentrum des Epistropheus
isg Intersegmentalgefäß
ivp Intervertebralpartie
ivs Intervertebralspalte
lt Ligamentum transversum
ls Ligamentum suspensorium
m Muskeln
me Meniscus
ml Muskellamelle
n Nervenrohr
ob oberer Bogen
oba oberer Bogen des Atlas
obe oberer Bogen des Epistropheus
pch Perichondrium
pob primitiver Wirbelbogen
pwk primärer Wirbelkörper
pz Perichordalzellen
sc_1 Kranialer Sklerotomabschnitt
sc_2 Kaudaler Sklerotomabschnitt
sgl Spinalganglion.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Frontaler Längsschnitt durch einen viertägigen Hühnerembryo in der Höhe der Chorda.

Fig. 2a. Frontaler Längsschnitt durch einen fünftägigen Hühnerembryo. Der Schnitt wurde nicht völlig horizontal geführt. Er liegt kranialwärts in der Höhe der Chorda, kaudalwärts in der Höhe des Nervenrohrs.

Fig. 2b. Sagitaler Längsschnitt durch einen fünftägigen Hühnerembryo in der Gegend der Spinalganglien.

Fig. 3a. Frontaler Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines sechstägigen Hühnerembryos in der Höhe der Chorda.

Fig. 3b. Sagitaler Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines sechstägigen Hühnerembryos. Der Schnitt wurde so gelegt, daß er kranialwärts die Chorda und das Nervenrohr traf und kaudalwärts rechts an diesen vorbeiführte.

Fig. 4a. Frontaler Längsschnitt durch die Halswirbelsäule eines siebentägigen Hühnerembryos in der Höhe der Chorda.

Fig. 4b. Sagitaler Längsschnitt durch die Halswirbelsäule eines siebentägigen Hühnerembryos. Der Schnitt trifft kaudalwärts das Nervenrohr und die Chorda, kranialwärts liegt er rechts von diesen.

Fig. 5a. Frontaler Längsschnittt durch die Halswirbelsäule eines achttägigen Hühnerembryos. Der Schnitt ist nicht gleichmäßig horizontal geführt. Er liegt kranial- und kaudalwärts in der Höhe der Chorda, in der Mitte ventral von der Chorda, zwischen dieser und dem Nervenrohr.

Fig. 5b. Sagitaler Längsschnitt durch die Halswirbelsäule eines achttägigen Hühnerembryos. Der Schnitt wurde so gelegt, daß er kaudalwärts durch die Chorda und das Rückenmark, kranialwärts rechts an diesen vorbeiführt.

Fig. 6a. Frontaler Längsschnitt durch die ersten Halswirbel eines zehntägigen Hühnerembryos in der Höhe der Chorda.

Fig. 6b. Sagitaler Längsschnitt durch die ersten Halswirbel eines zehntägigen Hühnerembryos. Der Schnitt verläuft kaudalwärts durch die Chorda und das Nervenrohr, kranialwärts rechts an diesen vorbei.

Fig. 7. Frontaler Längsschnitt durch die ersten Halswirbel eines elftägigen Hühnerembryos.

Fig. 8. Sagitaler Längsschnitt durch den Atlas und Epistropheus eines etwa siebentägigen Taubenembryos.

Fig. 9. Skizze aus Mcgregor (94), darstellend den Atlas und Epistropheus eines Phytosauriers.
Fig. 10. Sagitaler Längsschnitt durch den Wirbel eines Krokodils.
Fig. 11. Sagitaler Längsschnitt durch einen Halswirbel eines Pinguins.
Fig. 12. Sagitaler Längsschnitt durch einen Halswirbel von Podocnemys expansa.

Literatur.

1. **Baer, C. E.** Über die Entwickelungsgeschichte der Tiere I. Königsberg 1828.
2. **Baldus, R.** Die Intervertebralspalten v. Ebner's und die Querteilung der Schwanzwirbel bei Hemidactylus mabuia Mor. Inaug.-Diss. Leipzig 1901.
3. **v. Bardeleben, K.** Beiträge zur Anatomie der Wirbelsäule. Jena 1874.
4. **Barkow, H.** Syndesmologie der Vögel. Breslau 1856.
5. **Baur, G.** Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier, eine morphologische Studie. Morph. Jahrb., Bd. VIII. 1882.
6. — Bemerkungen über das Becken der Vögel und Dinosaurier. Morph. Jahrb., Bd. X. 1885.
7. — Über die Morphologie der Wirbelsäule der Amnioten. Biol. Zentralblatt, Bd. VI. Erlangen 1886/87.
8. — Osteologische Notizen über Reptilien. Zool. Anz., Bd. IX u. X. Leipzig 1886/87.
9. — Note on the pelvis in birds and Dinosaurs. Americ. Naturalist Vol. XVIII. Philadelph. 1884.
10. — Dinosaurier und Vögel. Morphol. Jahrb., Bd. X. 1885.
11. — Zur Vögel — Dinosaurier — Frage. Zool. Anz., VIII. Jahrg. 1885.
12. — On intercalation of vertebrae. Journ. of Morph. Vol. IV. 1891.
13. **Behrens, W.** Untersuchungen über den Processus uncinatus der Vögel und Krokodile. Inaug.-Diss. Göttingen 1880.
14. **Bittner.** Über die Schläfenregion am Schädel der Vögel und dessen Beziehung zu dem der Reptilien. Arch. f. Naturgesch., 78. Jahrg. 1912. Abt. A, 6. Heft.
15. **Blanchard.** Recherches sur les charactères ostéologiques des oiseaux. Annal. sc. nat. T. XI. Ser. IV. 1859.
16. **Blessing, E.** Embryologische Untersuchungen an der Halswirbelsäule von Lacerta vivipara. Sitz.-Ber. der Naturf.-Gesellsch. bei d. Univ. Dorpat, Bd. VII. Dorpat 1886.
17. **Brandt, J. F.** Beiträge zur Kenntnis der Naturgeschichte der Vögel mit besonderer Beziehung auf Skelettbau und vergleichender Zoologie. Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences de St.-Petersbourg, T. III. 1840.
18. **Braun, M.** Die Entwickelung des Wellenpapagei's (Melopsittacus undulatus). Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzb. 1882.
19. **Bruch, C.** Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Knochensystems. Neue Denkschr. d. allg. schweiz. Gesellsch. f. d. gesamte Naturwiss. Bd. XII. Zürich 1852.
20. **Brühl, C.** Das Skelett der Krokodilinen. Zootomie aller Tierklassen. Wien 1862.
21. **Brünauer, E.** Die Entwickelung der Wirbelsäule bei der Ringelnatter. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. Zool. Station in Triest, T. XVIII. Wien 1910.
22. **Cartier, O.** Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV. Leipzig 1875.
23. **Claus, C.** Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl. Bd. LXXIV. I. Abt., Jahrg. 1876. Wien 1877.

24. **Cope, E. D.** The origin of the Vertebrata. Americ. Naturalist. Vol. XVIII. Philadelphia 1884.
25. **Cope, E. A.** On the Evolution of the Vertebrata, Progressive and Retrogressive. I.—III. Ebenda, Vol. XIX. 1885.
26. **Corning, H. K.** Über die sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. Morph. Jahrb., Bd. XVII. Leipzig 1891.
27. **Coste.** Histoire général. Pl. I. II.
28. **Credner, H.** Die Stegocephalen aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. VI. Teil. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. XXXVIII. Berlin 1886.
29. — Dasselbe. Teil VIII. 1889. Bd. XLI.
30. — Dasselbe. Teil IX. 1890. Bd. XLII.
31. **Dames, W.** Entgegnung an Herrn Dr. Baur. Morph. Jahrb., Bd. X. Leipzig 1885.
32. — und **Kayser, E.** Über Archaeopteryx. Palaeontologische Abhandlungen. Berlin 1884.
33. **Disse, J.** Die Entwickelung des mittleren Keimblattes im Hühnerei. M. Schultze's Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV.
34. **Dollo, L.** Les oiseaux dentés du Far — West et l'Archaeopteryx. Bull. d. Scienc. du Dép. d. Nord. e ser. IV. Paris 1881.
35. **v. Ebner, V.** Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitz.-Ber. d. Kais. Acad. d. Wissensch. Math.-Naturwiss. Cl. Bd. X, G. VII. 3. Abt., Jahrg. 1888. Wien 1889.
36. — Über die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Ebenda. Bd. G I., 3. Abt. Wien 1892.
37. **Erdl, M.** Die Entwickelung des Menschen und des Hühnchens im Ei. Leipzig 1845.
38. **Evans, A. H.** Birds 1899.
39. **Forster** und **Balfour.** Grundzüge der Entwickelungsgeschichte der Tiere. Deutsch v. Kleienberg. Leipzig 1876.
40. **Fritsch, A.** Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. II, Heft 1. Prag 1885.
41. **Froriep, A.** Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtungen an Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abt. 1883.
42. **Fürbringer, M.** Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II Teile. Amsterdam und Jena 1888.
43. **Gadow, H.** Anatomie der Roccohühner. Journal f. Ornith. Bd. XXV. Leipzig 1877.
44. — und **Selenka, E.** Vögel in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, VI. Band. 4. Arb. I. Anat. Teil. Leipzig 1891.
45. **Garbowski, F.** Zur Beurteilung vertebraler Regionen bei Vögeln. Anat. Anz. Bd. XI. 1896.
46. **Gaupp, E.** Die Entwickelung der Wirbelsäule. Zool. Zentralblatt. Jahrg. 3. Leipzig 1896.
47. — Die Entwickelung der Wirbelsäule IV—VI. Ebenda. Jahrg. 4. Leipzig 1897.
48. **Gegenbaur, C.** Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
49. — Vergleichend — anatomische Untersuchungen über das Fußskelett der Vögel. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1863.
50. — Über die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift für Med. u. Naturwiss., Bd. III. Leipzig 1867.
51. — Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Ebenda. Bd. VI. 1871.

52. — Zur Bildungsgeschichte lumbo-sacraler Übergangswirbel. Ebenda, Bd. VII. 1873.
53. — Einige Bemerkungen zu Goette's „Entwickelungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere". Morph. Jahrb., Bd. I. Leipzig 1876.
54. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898.
55. **Geinitz, H. B.** und **Deichmüller, J. V.** Die Saurier der unteren Dyas von Sachsen. Palaeontographica, Bd. XXIX. Cassel 1882.
56. **Goette, A.** Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. X. Band. 1874.
57. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Ebenda (Arch. f. mikr. Anat.). XIV. Bd. Bonn 1877.
58. — Zur Morphologie des Wirbelsystems. Zool. Anz., I. Jahrg. Leipzig 1878.
59. — Über die Zusammensetzung der Wirbel bei den Reptilien. Ebenda. XVII. Jahrg. Leipzig 1894.
60. — Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LXII. Leipzig 1897.
61. **Grandidier.** Note au sujet du squelette de l'Aepyornis ingens. Bull. d. Mus. Hist. nat. Paris 1903.
62. **Grix, E.** Beiträge zur Kenntnis der Halswirbelsäule der Ungulaten. Inaug.-Diss. Bern 1900.
63. **Hasse, C.** Die fossilen Wirbel. Morph. Jahrb., Bd. II. Leipzig 1876.
64. — Dasselbe. Ebenda, Bd. III. 1877.
65. — Dasselbe. Ebenda, Bd. IV. 1878.
66. — Die Entwickelung des Atlas und Epistropheus des Menschen und der Säugetiere. Anat. Studien, I. Bd. Leipzig 1873.
67. — und **Schwark, W.** Studien zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule, insbesondere des Menschen und der Säugetiere. Ebenda, I. Bd. 1873.
68. — Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1883.
69. — Allgemeine Bemerkungen über die Entwickelung und die Stammesgeschichte der Wirbelsäule. Anat. Anz., Jahrg. VIII. 1893.
70. **Hertwig, O.** Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1887/88.
71. **His, W.** Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryos I. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt., Jahrg. 1877. Leipzig 1877.
72. **v. Huene, Fr.** Die Dinosaurier der Europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse. Jena 1908. Geol. u. Palaeont. Abhandlg., Supl.-Bd. I.
73. **Huxley, T. H.** On the Animals which are most nearly intermediate between Birds and Reptiles. Ann. Mag. Nat. His. (4. ser.) I. London 1868.
74. — Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Übersetz. v. F. Ratzel. Breslau 1873.
75. — In Amerika gehaltene wissenschaftliche Vorträge. Autor. deutsche Ausg. v. J. W. Spengel. Braunschweig 1879.
76. **Hyrtl, J.** Über normale Querteilung der Saurierwirbel. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Math.-Naturwiss. Cl., Bd. X. Wien 1853.
77. **Jaeckel, O.** Die Organisation von Archegosaurus. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges., Bd. XLVIII. Berlin 1896.
78. — Über die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen. Ebenda, Bd. LVI. 1904. Protokoll.
79. **Jäger, G.** Das Wirbelkörpergelenk der Vögel. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl. Bd. XXXIII. Wien 1858.
80. **v. Ihering, H.** Über Wirbelverdoppelung bei Fischen. Zool. Anz., I. Jahrg. Leipzig 1878.

81. — Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878.
82. **Kasper.** Über den Atlas und Epistropheus bei den pleurodiren Schildkröten. Arb. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. T. 14. Wien 1903.
83. **Klaatsch, H.** Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. III. Zur Phylogenese der Chordascheiden und der Geschichte der Umwandlungen der Chordastruktur. Morph. Jahrb., Bd. XXII. Leipzig 1895.
84. — Zur Frage der morphologischen Bedeutung der Hypochorda. Ebenda, Bd. XXV. 1898.
85. **Kölliker, A.** Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
86. **Lwoff, B.** Vergleichend-anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bull. d. l. Soc. Imp. d. Naturalistes de Muscou. Nouv.-sér. T. I. Muscou 1887.
87. **Männer, H.** Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXVI. Leipzig 1899.
88. **Männich, H.** Beiträge zur Entwickelung der Wirbelsäule von Endyptes chrysocome. Inaug.-Diss. (Leipzig). Jena 1902.
89. **Martin.** Die vergleichende Osteologie der Columbiformes unter besonderer Berücksichtigung von Didunculus strigirostris. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Tauben. Zool. Jahrb. Abt. Syst., Bd. XX. Jena 1904.
90. — Introduction and Succession of Vertebrate Life in America. New Haven 1877.
91. **Marsh, O. C.** The Vertebrae of recent Birds. Amer. Journ. of Sc. Vol. XVII. New Haven 1879.
92. — Odontornithes. A Monograph of the extinct toothed Birds of North America. New Haven 1880.
93. — The Sternum in Dinosaurian Reptiles. Amer. Journ. of Sc. Vol. XIX. New Haven 1880.
94. **Mcgregor, J. H.** The Phytosauria with Especial Reference to Mystriosuchus and Rhytidodon. Mem. of the Americ. Mus. of Natural Hist. Vol. IX. Part II. Febr. 1906.
95. **Meckel, J. T.** System der vergleichenden Anatomie. II. Teil, 2. Abt. Halle 1825.
96. **Mehnert, E.** Untersuchungen über das Os pelvis der Vögel. Morph. Jahrb., Bd. XIII. Leipzig 1888.
97. **Mayer, H.** Kleinere Mitteilungen. 1. Die obere Gelenkfläche des Atlas und der Condylus des Hinterhauptbeines. 2. Der processus „costalis" der Lendenwirbel. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt., Jahrg. 1877. Leipzig.
98. **v. Menzbier, M.** Vergleichende Osteologie der Pinguine, in Anwendung zur Haupteinteilung der Vögel. Bull. d. l. Soc. Imp. d. Natural. d. Moscou. Nouv. ser. T. I. Moscou 1887.
99. **Müller, Aug.** Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medizin, Jahrg. 1853. Berlin.
100. **Müller, W.** Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss., VI. Bd. Leipzig 1871.
101. **van Ort, E. D.** Beiträge zur Osteologie des Vogelschwanzes. Inaug.-Diss. Bern 1904.
102. **Osborn, H. F.** Reconsideration of the Evidence for a common Dinosaur-Avian in the Permian Dinosaur Contributions No. 41. The Amer. Naturalist, Vol. XXXIV. Okt. 1900. No. 406. Boston 1900.
103. **Owen.** Memoirs on the extinct Wingless Birds, with an Appendix of those in England, Australia etc. London 1878.
104. **Pander, Chr.** und **D'Alton, E.** Die Skelette der straußenartigen Vögel. Bonn 1827.

105. **Parker, W. K.** On the Morphology of Birds. Proc. Roy. Soc. XLII. London 1887.
106. — On the vertebral chain of Birds. Proc. Roy Soc. XLIII. London 1888.
107. **Rathke, H.** Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Halle 1827.
108. — Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Herausgeg. v. W. v. Wittich. Braunschweig 1866.
109. **Rauber, A.** Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens. Morph. Jahrb., Bd. II. Leipzig 1876.
110. **Remak, R.** Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1855.
111. **Rosenberg, E.** Über die Entwickelung der Wirbelsäule. Sitz.-Ber. der Naturf.-Ges. b. d. Univ. Dorpat. Siztung v. 17. Febr., Bd. VII. Dorpat 1883.
112. **Schauinsland, H.** Zur Entwickelung des Pinguins. Verh. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Ärzte (63. Vers. 1890). Leipzig 1891.
113. — Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hatteria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. Berlin 1900.
114. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. Sphenodon, Collorhynchus, Chamaeleo. II. Studien zur Entwickelungsgeschichte der Sauropsiden. III Beiträge zur Kenntnis der Eihäute der Sauropsiden. Zoologica, Bd. XVI. Stuttgart 1903.
115. — Übersicht über die Entwickelung der Wirbelsäule in der Reihe der Vertebraten. Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch. 13. Jahresvers. zu Würzb. Juni 1903. Leipzig 1903.
116. — Die Entwickelung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Herausgeg. v. **O. Hertwig.** III. Bd., II. Teil. Jena 1906.
117. **Schimkewitsch, W.** Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart 1910.
118. **Schultze, C. A. S.** Über die ersten Spuren des Knochensystems und die Entwickelung der Wirbelsäule in den Tieren. Deutsches Arch. f. d. Physol., herausgeg. v. J. F. Meckel. Bd. IV. Halle und Berlin 1818.
119. **Schultze, O.** Über embryonale und bleibende Segmentierung. Anat. Anz., Bd. XII. Ergänzungsband. Jena 1896.
120. **Schwark, W.** Beiträge zur Entwickelung der Wirbelsäule der Vögel. Anat. Stud., I. Bd. Leipzig 1873.
121. **Semper.** Die Stammesverwandschaft der Wirbeltiere und der Wirbellosen. Arb. a. d. zool. zoot. Inst. Würzburg 1875.
122. **Suschkin, P. P.** Zur Morphologie des Vogelskeletts. I. Schädel von Tinunculus. Nouv. Mém. d. l. Soc. Imp. d. Natural. d. Moscou. T. XVI. Moscou 1899.
123. — Systematische Ergebnisse osteologischer Untersuchungen einiger Tagraubvögel. Zool. Anz., Bd. XXII. Leipzig 1900.
124. — Zur Morphologie des Vogelskelettes. Vergleichende Osteologie der normalen Tagraubvögel (Accipites) und die Falken der Klassifikation. Nouv. mém. d. la Soc. Imp. d. Natural. d. Moscou. T. XVI. Moscou 1905.
125. **Tander, J.** Bericht über die mit Subvention der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften angestellten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Kiebitz (Vanellus cristatus). Anz. d. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. 45. Wien 1908.
126. **du Toit, P. J.** Untersuchungen über das Synsacrum und den Schwanz von Gallus domesticus nebst Beobachtungen über Schwanzlosigkeit bei Kaulhühnern. (Ein Beitrag zur Frage nach der Homologie der Wirbel und der Wirbelregionen.) Inaug.-Diss. Zürich 1913.

127. **Vetter, B.** Über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Dinosauriern und Vögeln. Festschr. d. naturwiss. Gesellsch. Isis in Dresden. Mai 1885.
128. **Virchow, H.** Über die Bewegungsmöglichkeit an der Wirbelsäule von Sphemiscus. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. nat. Freunde. Berlin 1910.
129. **Vogt, C.** L'Archaeopteryx macoura. Verhandl. d. schweiz. Naturforsch.-Gesellsch., 62. Jahresvers. in St. Gallen. Jahresber. 1878/79. Zur Palaeontologie Nord-Amerikas. Separatabdruck a. d. „Biol. Zentralblatt", Bd. I. Erlangen 1881—82.
130. **Welker, H.** Zur Lehre von Bau und Entwickelung der Wirbelsäule. Zool. Anz. I. Jahrg. Leipzig 1878.
131. **Wiedersheim, R.** Die Stammesentwickelung der Vögel. Biolog. Zentralbl., Bd. III. Erlangen 1884.
132. — Über die Vorfahren der heutigen Vögel. Separatabdruck aus „Humboldt" 1885.
133. — Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 2. Aufl. Jena 1888.
134. **Zittel, K. A.** Über Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. Palaeontographica. Cassel 1882.

Fig. 1

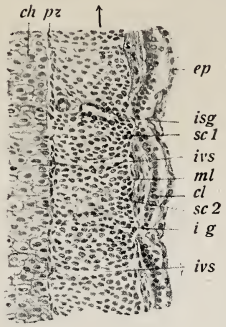

Fig. 4b

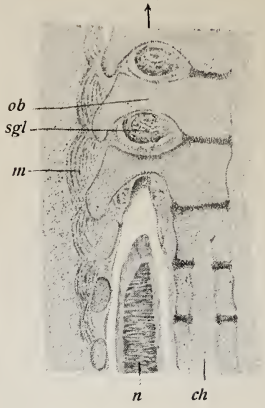

Fig. 2a

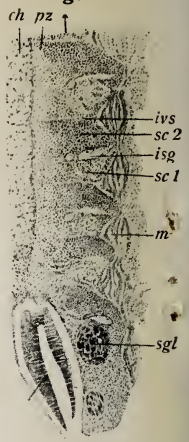

Fig. 4a

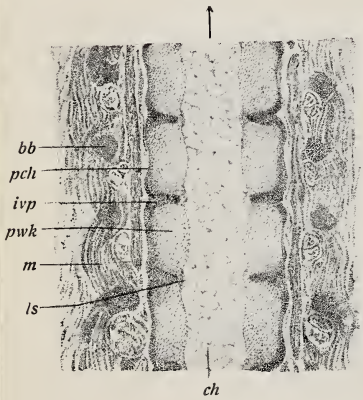

Fig. 2b

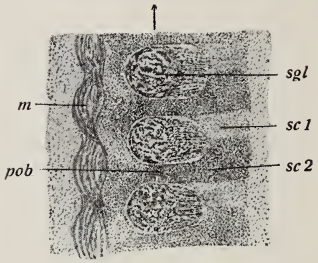

Fig. 9

g Fig. 6b

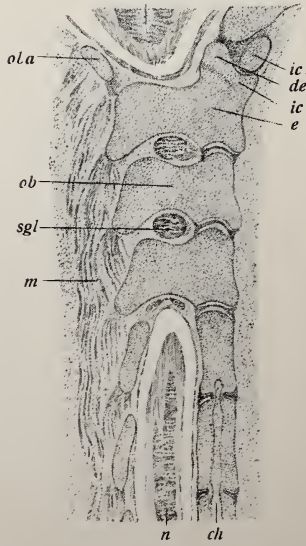

Fig. 6a

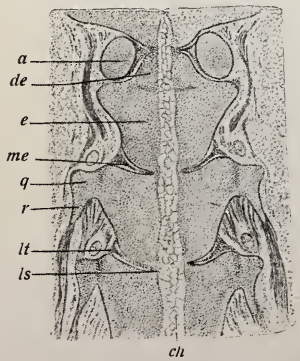

Fig. 7

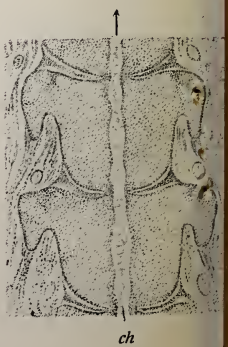

Fig. 5a

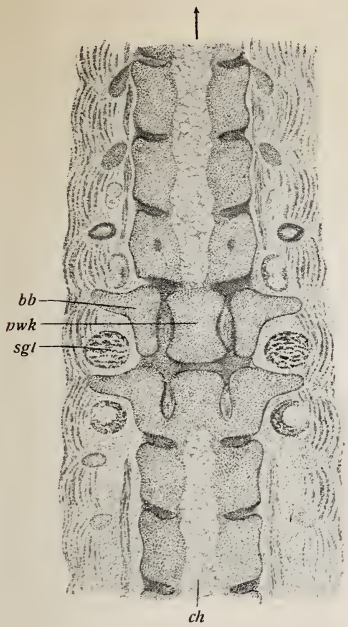

Fig. 3a

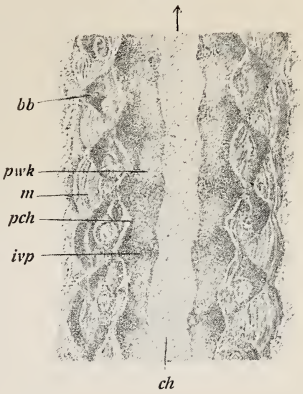

Fig. 3b

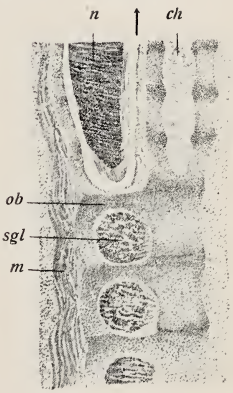

Fig. 5b

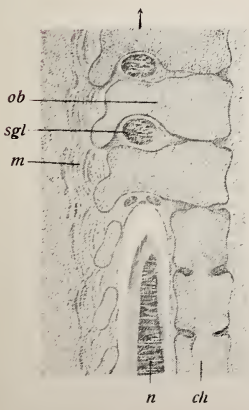

Fig. 8

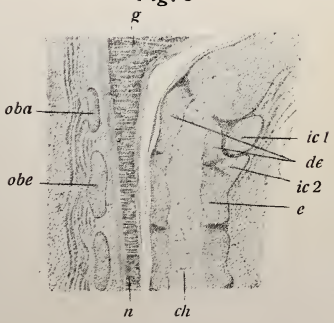

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12

Wirbelkörpergelenkes der Vögel etc.

3 0112 072835728